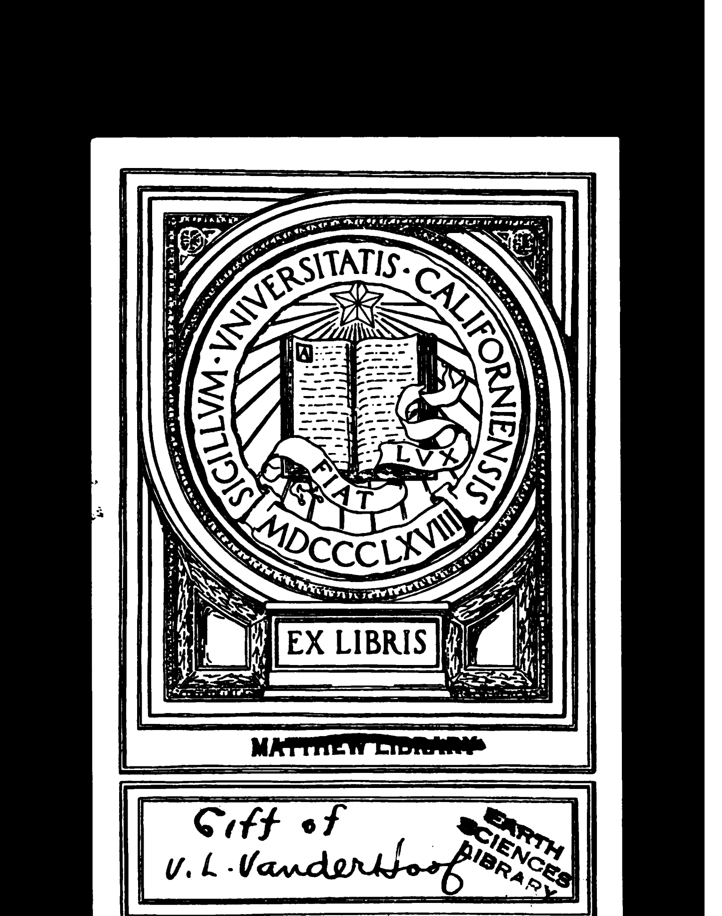
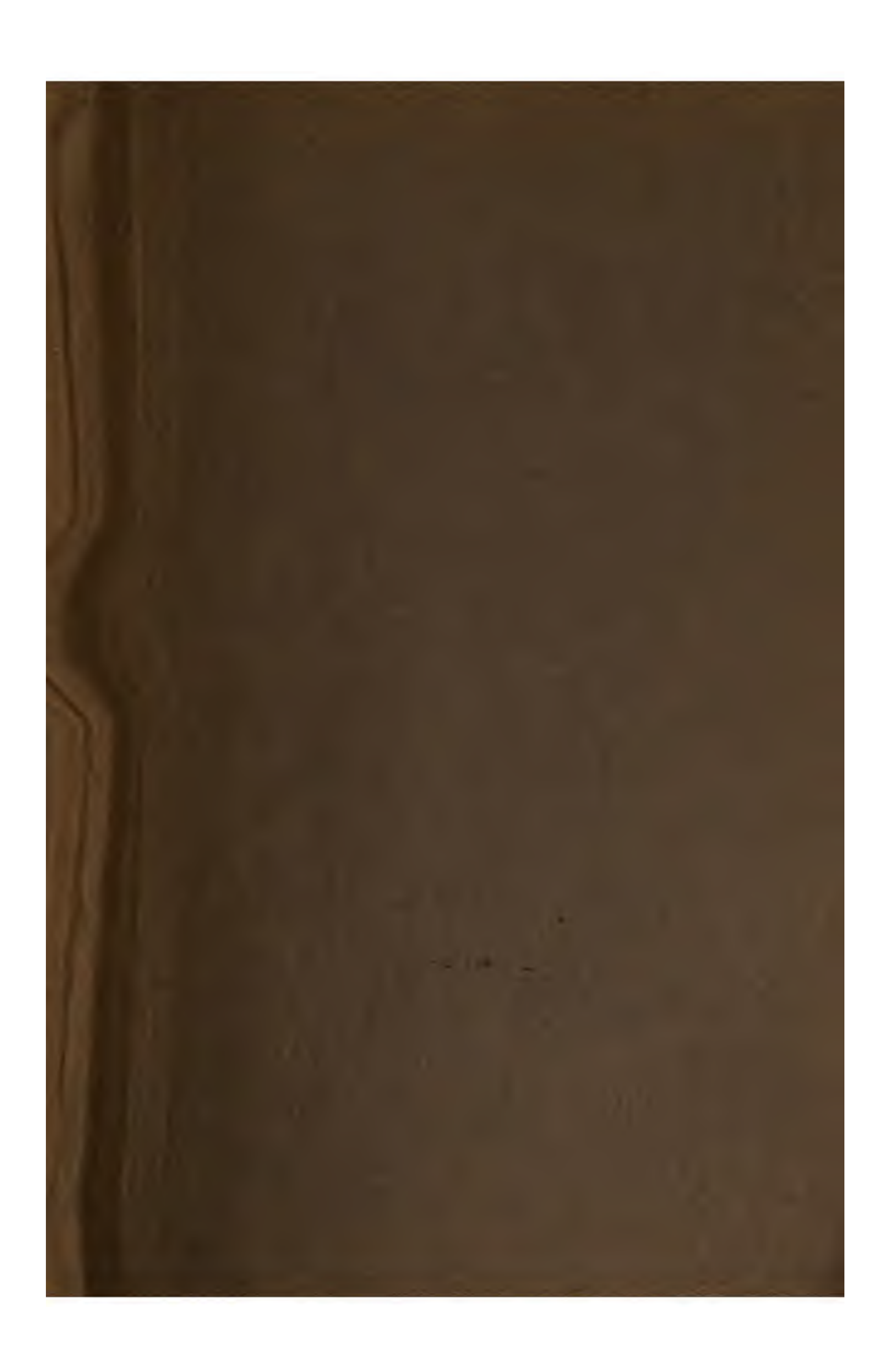

25 892


SIGILLVM · VNIVERSITATIS · CALIFORNIENSIS
FIAT LVX
MDCCCLXVIII
EX LIBRIS
MATTHEW LIBRARY
Gift of
V. L. VanderHoof
EARTH SCIENCES LIBRARY



Bibliothèque de Philosophie scientifique

CHARLES DEPÉRET

Correspondant de l'Institut, Doyen de la Faculté des Sciences de Lyon

Les Transformations du Monde animal



PARIS

ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR



ɜs Transformations
du Monde animal

Bibliothèque de Philosophie scientifique

Charles DEPÉRET

Correspondant de l'Institut, Doyen de la Faculté des Sciences de Lyon

Les Transformations du Monde animal





PARIS

ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR

26, rue Racine, 26

1907


MATTHEW LIBRARY

PREMIÈRE PARTIE

LE DÉVELOPPEMENT HISTORIQUE DES IDÉES

Les Transformations du Monde animal

PREMIÈRE PARTIE

LE DÉVELOPPEMENT HISTORIQUE DES IDÉES

LIVRE PREMIER

LES PREMIERS TEMPS DE LA PALÉONTOLOGIE

CHAPITRE I

Les Hypothèses anciennes.

La force plastique. — Les théories diluviennes. — L'inventaire des êtres fossiles.

Les hypothèses destinées à expliquer les multiples et étonnantes transformations du monde animal aux divers âges de la Terre sont de date relativement récente et ne pouvaient prendre une forme vraiment scientifique qu'avec les progrès très modernes de la science qui s'occupe de l'étude des anciens êtres et qui a reçu le nom de *Paléontologie*.

Le monde grec et romain a connu avec *Hérodote*, *Strabon* et *Ovide* la présence de coquilles abandonnées par la mer dans l'intérieur des continents, mais

n'a su en tirer d'autre conclusion que celle d'un déplacement des rivages. Quant à l'origine de ces coquilles et de ces Poissons pétrifiés, il en est réduit, avec *Aristote*, à l'idée d'une sorte d'éclosion spontanée d'êtres organiques naissant dans la boue sans le concours de parents.

Le *Moyen âge* se borne à conserver les idées d'Aristote et adopte presque unanimement les théories de la génération spontanée des *fossiles* ou *pétrifications*, sous des formules diverses : force plastique, force pétrifiante, opération des étoiles, jeux de la nature, concrétions minérales, pierres figurées, vapeurs séminales, et beaucoup d'autres théories analogues. Ces idées continuèrent de régner, presque sans partage, jusqu'à la fin du XVIe siècle, malgré les efforts de quelques esprits d'élite, tels que *Léonard de Vinci*, *Fracastoro*, *Bernard Palissy*, pour faire attribuer les coquilles pétrifiées et les dents de Poissons ou Glossopètres à des animaux ayant vécu en place dans la mer, au point même où on les observe actuellement.

Le XVIIe siècle voit disparaître peu à peu les théories surannées de la force plastique et des pierres figurées, et l'origine animale ou végétale des débris fossiles se trouve définitivement établie. Malheureusement, les progrès de la paléontologie devaient être retardés longtemps encore par l'éclosion et le succès des *théories diluviennes*, qui attribuaient la dispersion des fossiles au déluge universel et s'efforçaient d'adapter tous ces faits aux récits mosaïques : tel, par exemple, le fameux « homme témoin du déluge », décrit à Œningen par Jacques Scheuchzer, et dont le squelette, conservé

au musée de Haarlem, est celui d'une Salamandre gigantesque.

Il y eut cependant, parmi ces diluviens, quelques hommes de valeur, dont le principal mérite, en dehors de spéculations extra-scientifiques beaucoup trop fréquentes, fut d'approfondir l'étude des fossiles et de les faire mieux connaître par des figurations précises.

Ce travail de description et d'illustration des animaux fossiles, principalement des coquilles marines, a été surtout l'œuvre des savants du XVIIIe siècle, ce siècle de la *Zoologie systématique*. On se mit, de toutes parts, à recueillir et à collectionner les fossiles, à les étudier et à les décrire à l'aide de planches souvent d'une réelle beauté d'exécution, auxquelles les paléontologistes modernes sont encore obligés de recourir. On peut citer les noms de *Walch* et *Knorr*, de *Klein* en Allemagne ; de *Born*, en Autriche ; de *Bourguet* et *Gessner*, en Suisse ; de *Burtin*, en Belgique ; de *Faujas-Saint-Fonds*, en Hollande ; de *Brander* et *Solander*, en Angleterre ; de *Soldani*, de *Poli* et de *Volta*, en Italie ; de *Guettard* et de *Bruguières*, en France.

Mais il manquait aux naturalistes de cette époque une notion fondamentale, sans laquelle les problèmes relatifs à l'origine et aux transformations des formes vivantes ne pouvaient même pas être posés : c'est la notion précise des espèces et des groupes *éteints* ou *disparus*. Sans aucun doute, ces savants descripteurs avaient reconnu des différences notables entre les coquilles fossiles de nos contrées et les coquilles vivantes des mers voisines ; mais ils

ne savaient s'affranchir de l'idée que ces espèces fossiles seraient, un jour, retrouvées à l'état vivant dans les mers lointaines, ou encore dans les profondeurs inexplorées de nos océans. En vain le mathématicien philosophe *Robert Hooke* avait-il soupçonné, dès 1705, la présence d'*espèces éteintes*, cantonnées en des lieux déterminés et même se succédant en un certain ordre chronologique ; ces idées, du reste un peu imprécises, ne purent germer dans un milieu encore trop dépourvu des données les plus essentielles de la géologie stratigraphique.

C'est seulement dans la seconde moitié du XVIII[e] siècle que les méthodes de détermination de l'âge des terrains sédimentaires par les fossiles purent triompher en géologie, sous l'influence des remarquables études générales de *Buffon* sur les *Époques de la nature*, et plus encore des monographies régionales de *Fuchs* en Thuringe, de *Werner* en Saxe, de *Giraud-Soulavie* en Auvergne, et surtout de *William Smith* sur les formations secondaires du bassin de Londres.

A l'aurore du XIX[e] siècle, l'importance des fossiles était enfin appréciée partout à sa juste valeur, et leurs formes infiniment variées devenaient l'objet des études de nombreux savants, dont les descriptions avaient pris un caractère précis tout à fait nouveau, grâce à l'adoption définitive de la *nomenclature linnéenne* binominale (nom générique et nom spécifique). L'heure était enfin sonnée pour l'éclosion de l'œuvre géniale de Georges Cuvier.

CHAPITRE II

Georges Cuvier et les révolutions du Globe.

Création de l'Anatomie comparée et de la Paléontologie. — Le perfectionnement graduel des faunes fossiles. — Les révolutions du globe. — Les changements de faunes par voie de migrations.

L'admiration générale suscitée dans le monde savant par la série de mémoires que G. Cuvier publia à partir de 1798 et qui furent réunis, en 1812, sous le titre de : *Recherches sur les ossements fossiles*, n'a pas diminué de nos jours, malgré un recul de plus d'un siècle. Tout naturaliste qui veut se familiariser avec l'organisation des animaux supérieurs vivants ou fossiles doit encore aujourd'hui commencer ses études par la lecture de cet ouvrage magistral, où se trouvent exposées, avec une clarté et une précision lumineuses, les notions fondamentales des deux sciences sœurs : l'*Anatomie comparée* et la *Paléontologie* des vertébrés.

Les recherches paléontologiques de Cuvier eurent tout d'abord pour objet les ossements enfouis dans les carrières de pierre à plâtre de la colline de Montmartre, et pour résultat la reconstitution d'un

monde d'animaux disparus, dont le *Paléothérium*, l'*Anoplothérium*, le *Xiphodon*, le *Dichobune*, le *Chæropotame*, l'*Adapis* sont les principaux représentants. Il ne s'agissait plus ici d'animaux marins qu'un coup de sonde heureux pouvait ramener un jour des profondeurs de la mer, comme cela était arrivé déjà pour la *Pentacrine* et la *Trigonie*, mais bien de genres et même de familles de Mammifères terrestres, entièrement différents des Mammifères actuels. L'exploration zoologique de nos continents était assez avancée pour que Cuvier pût affirmer l'invraisemblance de découvertes futures de grands Mammifères vivants. Cette présomption s'est d'ailleurs vérifiée, à de rares exceptions près, dont les plus notables ont été les découvertes du Rhinocéros de Java, du Tapir à dos blanc de Sumatra, et tout récemment de l'Okapï de la grande forêt équatoriale africaine.

Non seulement les couches sédimentaires de l'écorce terrestre renferment des genres et des espèces d'animaux éteints, mais ces populations disparues ont été renouvelées à plusieurs reprises. Cette importante conclusion fut suggérée à Cuvier par l'étude des innombrables matériaux que les savants de tous pays faisaient parvenir à l'illustre spécialiste, et aussi par de nombreux voyages à travers les terrains et les collections de l'Allemagne, de la Belgique, de la Suisse et de l'Italie. Après l'époque si remarquable des gypses de Montmartre, où presque tous les genres sont disparus, vient l'époque des terrains de transport superficiels où dominent les Mastodontes, les Hippopotames, les Éléphants, accompagnés de Chevaux, de Ruminants

variés, et de grands Carnassiers de la taille du Lion, du Tigre, de la Hyène; mais, fait remarquable, si la plupart de ces genres ont continué de vivre dans le monde actuel, leurs espèces, du moins, sont entièrement distinctes des formes vivantes. C'est seulement dans les alluvions les plus récentes que l'on trouve enfin des espèces d'animaux tout à fait semblables aux nôtres.

Si, au contraire, on s'enfonce dans la série des couches du globe, on ne trouve plus de Mammifères, mais seulement des Quadrupèdes ovipares. La craie contient de nombreuses Tortues, des Crocodiles, et, à la montagne Saint-Pierre de Maëstricht, un gigantesque lézard marin, le *Mosasaure*. Dans les sables ferrugineux inférieurs à la craie, on observe, en Angleterre, outre les Crocodiles et les Tortues, de grands Reptiles, les uns carnassiers, tels que le *Mégalosaure*, d'autres herbivores, tels que l'*Iguanodon* de Mantell. Plus bas encore, le calcaire compact des crêtes du Jura renferme, près de Soleure, un nombre considérable d'espèces de Tortues d'eau douce ou Emydes. Dans les schistes et calcaires jurassiques, on recueille un monde de Reptiles aux formes variées et de taille parfois gigantesque : les *Ichthyosaures*, les *Plésiosaures*, des *Crocodiliens* gavialoïdes, le remarquable *Mégalosaure* et les lézards volants ou *Ptérodactyles*. Plus anciennement, on trouve encore des Reptiles dans le calcaire coquillier du Muschelkalk d'Allemagne et de Lorraine. Enfin, c'est dans les schistes cuivreux et bitumineux de Thuringe qu'on voit la première trace des quadrupèdes ovipares sous la forme de Reptiles semblables à nos grands *Moni-*

tors et accompagnés de Poissons d'un genre inconnu.

Ainsi, Cuvier a non seulement démontré la présence dans les couches sédimentaires d'une série de faunes terrestres superposées et distinctes, mais il a eu le premier, et très nettement, l'idée du *perfectionnement organique graduel* de ces faunes depuis les plus anciennes jusqu'aux plus modernes. C'est là une notion fondamentale, dont on oublie trop souvent d'attribuer le mérite à Cuvier, dans les jugements d'une sévérité excessive et souvent injuste, que les transformistes ont porté et portent encore sur les *idées cuviériennes* en matière de paléontologie philosophique.

Mais quel était, pour Cuvier, le mécanisme de ces renouvellements de faunes qu'il avait si heureusement mis en lumière? L'illustre naturaliste expose ses idées, avec sa clarté habituelle, dans l'admirable *Discours sur les révolutions du globe*, qui forme l'introduction de son grand ouvrage sur les ossements fossiles. Pour lui, les extinctions de faunes ont été à la fois complètes et brusques, provoquées par des événements géologiques violents ou *révolutions du globe*, d'un caractère de généralité assez grand, mais non cependant absolu. En faveur de cette hypothèse, Cuvier invoque de nombreux faits, d'ordre géologique, qui, pris *isolément*, et en tenant compte des documents connus à cette époque, sont d'une rigoureuse exactitude, et dont les relations réciproques seules deviennent discutables ou même inexactes.

L'existence de ces révolutions du globe est attestée par des observations précises, dont les unes ont une valeur assez médiocre, telles que la conservation dans les glaces de la Sibérie de cadavres de grands

quadrupèdes, gelés avec leur peau, leur poil et leur chair; ou encore l'interposition de débris de roches et de cailloux roulés entre les couches solides de l'écorce terrestre.

Mais, en revanche, d'autres séries de faits révèlent chez l'auteur un esprit d'observation et une sagacité géologique des plus remarquables. Il s'agit du redressement des couches sédimentaires dans les chaînes de montagnes : dans les plaines, les couches de sédiments sont horizontales et presque toutes remplies d'innombrables produits de la mer, surtout de coquilles ayant vécu en place dans les lieux où on les trouve; ces coquilles fossiles dénotent des changements importants du bassin des mers en étendue et en situation. Dans les montagnes secondaires, les bancs coquilliers sont aussi riches, mais leurs couches ne sont plus horizontales ; elles se redressent obliquement ou même verticalement, et leur succession devient facile à suivre dans les coupures des vallées. Plus haut encore, vers les sommets des grandes crêtes primitives, les débris d'animaux deviennent plus rares ou disparaissent tout à fait; pourtant la stratification montre que leurs couches se sont déposées aussi dans l'eau, qu'elles ont été bouleversées, redressées et même renversées à une époque très ancienne, et que leurs sommets étaient déjà sortis des eaux quand les couches coquillières se sont formées [1].

1. Ne voit-on pas dans cet exposé comme une lueur très nette de la succession des phénomènes de plissement de l'écorce terrestre et même de la méthode de détermination de l'âge des chaînes de montagnes que devaient bientôt préciser (1829) les remarquables travaux d'Élie de Beaumont?

Quel est le géologue, si pénétré fût-il de l'importance des causes actuelles en géologie, qui se refuserait aujourd'hui à considérer ces redressements et ces plissements de couches sédimentaires dans les chaînes de montagnes comme des phénomènes relativement brusques, comme des crises violentes qui interrompent à diverses époques la tranquille continuité de l'histoire terrestre ?

D'autre part, Cuvier voyait, moins heureusement sans doute, des preuves de révolutions violentes dans l'alternance qu'il avait souvent notée de couches marines et de couches d'eau douce, ces dernières contenant seules, en général, des ossements d'animaux terrestres. Cette alternance répétée implique des déplacements des mers en plusieurs sens : « les changements dans les hauteurs des eaux, dit-il, n'ont pas consisté seulement dans une retraite plus ou moins graduelle, plus ou moins générale ; il s'est fait diverses irruptions et retraites successives (nous dirions aujourd'hui des *transgressions* et des *régressions* marines) dont le résultat définitif a été cependant une diminution universelle du niveau ». Ici encore, le géologue le plus scrupuleux, pourrait souscrire à ces conclusions et serait forcé de tenir à peu près le même langage, en en modernisant les termes.

Enfin, au point de vue paléontologique, l'extinction brusque des faunes pouvait être défendue par Cuvier, à l'aide de preuves inattaquables sur le terrain des faits jusque-là connus. Aucun genre commun, aucune forme de passage ne relie les Mammifères du gypse de Paris avec ceux des dépôts meubles à Mastodontes, Éléphants et Hippopotames, qui leur ont succédé après plusieurs invasions marines ; au-

cune espèce identique ne rattache cette dernière faune aux espèces des alluvions les plus récentes ou aux animaux du monde actuel. Le renouvellement des faunes pouvait donc paraître complet, et l'esprit éminemment positiviste de G. Cuvier se refusait à aller au delà de ce fait rigoureux pour adopter, sans preuves matérielles, les rêveries transformistes de de Maillet ou les hypothèses encore bien nuageuses de Lamarck.

Quant au procédé de ce renouvellement, le reproche a été bien souvent adressé à Cuvier d'avoir admis à son tour une autre hypothèse tout aussi peu démontrable scientifiquement, celle des *créations successives*. Mais c'est encore là une critique tout à fait injustifiée. Nulle part, le mot de création ne se rencontre dans l'œuvre de Cuvier et il suffit de lire avec attention le *Discours sur les révolutions du globe* pour voir que dans l'esprit de l'illustre savant, il s'agit seulement d'*invasions* de nouvelles formes animales venues brusquement de contrées lointaines inconnues. Ici, l'idée est assez fondamentale pour qu'il vaille la peine de citer :

« Au reste, lorsque je soutiens, dit Cuvier, que les bancs pierreux contiennent les os de plusieurs genres et les couches meubles ceux de plusieurs espèces qui n'existent plus, *je ne prétends pas qu'il ait fallu une création nouvelle pour produire les espèces existantes*, je dis seulement qu'elles n'existaient pas dans les mêmes lieux et qu'elles ont dû y venir d'ailleurs. Supposons, par exemple, qu'une grande irruption de la mer couvre d'un amas de sable ou d'autres débris le continent de la Nouvelle-Hollande ; elle y enfouira les cadavres des Kangourous, des Phasco-

lomes, des Dasyures, des Péramèles, des Phalangers volants, des Echidnés et des Ornithorhynques, et elle détruira entièrement les espèces de tous ces genres, puisqu'aucun d'eux n'existe dans d'autres pays.

« Que cette même révolution mette à sec les petits détroits multipliés qui séparent la Nouvelle-Hollande du continent de l'Asie, elle *ouvrira un chemin* aux Rhinocéros, aux Buffles, aux Chevaux, aux Chameaux, aux Tigres, et à tous les autres animaux asiatiques qui viendront peupler une terre où ils auront été auparavant inconnus.

« Qu'un naturaliste, après avoir étudié cette nature vivante, s'avise de fouiller le sol sur lequel elle vit, il y trouvera des restes d'êtres tout différents.

« Ce que la Nouvelle-Hollande serait, dans la supposition que nous venons de faire, l'Europe, la Sibérie, une grande partie de l'Amérique, le sont effectivement; et peut-être trouvera-t-on un jour, quand on examinera les autres contrées, et la Nouvelle-Hollande elle-même, qu'elles ont toutes éprouvé des révolutions semblables, je dirais presque des *échanges mutuels de productions;* car, poussons la supposition plus loin : après ce transport des animaux asiatiques dans la Nouvelle-Hollande, admettons une seconde révolution qui détruise l'Asie, leur patrie primitive, on serait tout aussi embarrassé de savoir d'où ils seraient venus qu'on peut l'être pour trouver l'origine des nôtres. » (*Discours préliminaire*, 1812, p. 81).

Le lecteur voudra bien excuser sans doute la longueur de cette citation, dont l'intérêt est considérable; elle démontre jusqu'à l'évidence qu'il faut

reporter à Cuvier tout l'honneur d'avoir posé, avec une netteté et une exactitude admirables, l'hypothèse si importante et si féconde du *renouvellement des faunes par voie de migrations.*

Ainsi, les idées de Cuvier sur les transformations des faunes terrestres dans les temps géologiques peuvent se résumer dans les points suivants : 1° les faunes successives sont entièrement ou presque entièrement différentes les unes des autres ; 2° leur extinction est le résultat de révolutions brusques, c'est-à-dire d'affaissements de l'écorce terrestre suivies d'invasions de la mer sur les continents exondés ; 3° d'autres révolutions qui ont eu pour conséquence l'exhaussement des chaînes de montagnes, ont refoulé à nouveau la mer et permis, sur l'emplacement des fonds marins exondés, la constitution de sols continentaux favorables à l'expansion de nouvelles faunes d'animaux terrestres ; 4° ces faunes nouvelles ne sont pas créées sur place, mais viennent de régions lointaines, d'où leur migration est devenue possible grâce à l'établissement de connexions passagères entre les continents.

Sans aucun doute, les géologues et les paléontologistes ne sauraient adopter toutes ces propositions sans d'importantes réserves. Il nous paraîtrait difficile, aujourd'hui, d'admettre, par exemple, la destruction rapide des animaux terrestres par une incursion de la mer. Les transgressions marines nous apparaissent plutôt comme des phénomènes relativement assez lents et assez localisés pour qu'il ait toujours été possible aux habitants des terres menacées par la mer de s'échapper et d'aller poursuivre plus loin la tranquille continuité de leur évolution.

Sans doute aussi on peut discuter (et l'on discute même très vivement encore de nos jours) l'influence que l'exhaussement des chaînes de montagnes a pu avoir sur les régressions et les transgressions marines. Mais nul ne peut nier l'importance dominante des migrations dans les changements de faune, les échanges répétés des populations d'animaux terrestres passant d'un continent à l'autre, les connexions intermittentes établies ou détruites par les phénomènes de régression ou de transgression de la mer, de fracture, d'effondrement et de plissement de l'écorce terrestre, phénomènes auxquels il semble difficile, pour quelques-uns au moins, de refuser le caractère d'événements brusques, de véritables révolutions du globe, qui avaient tant frappé l'esprit de l'illustre créateur de la Paléontologie.

CHAPITRE III

La théorie des créations successives.

Alcide d'Orbigny, d'Archiac, Agassiz. — Le catalogue des êtres fossiles. — L'extinction et l'apparition brusque des espèces.

Les recherches de Cuvier avaient porté presque exclusivement sur les animaux vertébrés. Mais parallèlement à ces beaux travaux, d'autres paléontologistes, tels que Lamarck, Bruguières, A. Brongniart, d'Orbigny, Deshayes, Marcel de Serres, en France ; Von Schlotheim, Léopold de Buch, Zieten, Reinecke, Goldfuss, en Allemagne ; Parkinson, Brander, Mantell, Sowerby, en Angleterre ; Eichwald, en Russie ; Nillson, en Suède ; Brocchi, Cortesi, Fortis, en Italie — pour ne citer que les plus anciens — poursuivaient activement l'inventaire des fossiles marins : Mollusques, Échinodermes, Polypiers, Bryozoaires, Foraminifères, reconnus dès lors sans conteste comme des espèces éteintes, caractéristiques des horizons géologiques dans lesquels on les recueille. Nous assistons, dans la première moitié du XIXe siècle, à un brillant épanouissement de la paléontologie stratigraphique, qui devait bientôt trouver une forme synthétique dans l'*Index palæontologelcus* de Bronn

(1848), où les espèces sont cataloguées par ordre zoologique, et dans le *Prodrome de paléontologie stratigraphique* d'Alcide d'Orbigny (1850). Ce dernier ouvrage contient l'énumération raisonnée de dix-huit mille espèces d'Invertébrés fossiles, classées suivant leur ordre chronologique d'apparition dans les vingt-sept étages successifs qui constituent, selon l'auteur, l'écorce sédimentaire du globe. De l'ensemble de cet immense labeur, se dégageait dans l'esprit de la presque unanimité des paléontologistes de cette période — et on peut citer, parmi tous les autres, les noms illustres d'Agassiz et de d'Archiac — la confirmation la plus éclatante des théories de Cuvier sur la fixité des espèces et sur le renouvellement à peu près intégral des faunes successives. Alcide d'Orbigny se faisait encore, en 1849, dans son *Cours élémentaire de paléontologie stratigraphique*, le défenseur convaincu des idées cuviériennes, en les poussant à l'extrême, bien au delà des limites admises par le maître. On peut résumer les théories de d'Orbigny de la manière suivante : de la première jusqu'à la dernière époque du monde animé, on voit apparaître, sur tous les points du monde à la fois, une grande multitude d'espèces différentes appartenant à tous les embranchements du règne animal, sans que rien les annonce dans les périodes antérieures.

« Une première création s'est montrée avec l'étage Silurien. Après l'anéantissement de celle-ci par une cause géologique quelconque, après un laps de temps considérable, une seconde création a eu lieu dans l'étage Devonien ; et, successivement vingt-sept fois, des *créations distinctes* sont venues

repeupler toute la terre de ses plantes et de ses animaux, à la suite de chaque perturbation géologique qui avait tout détruit dans la nature vivante. Tel est le fait, le fait certain, mais incompréhensible, que nous nous bornons à constater, sans chercher à percer le mystère surhumain qui l'environne. » (*Cours élémentaire*, t. II, p. 251.)

Ainsi, deux points paraissent absolument certains pour d'Orbigny : d'une part, la création en bloc de faunes entières — opinion que Cuvier n'avait jamais formulée — de l'autre, la disparition brusque de chacune de ces faunes. Pour le premier de ces grands faits, le savant paléontologiste ne tente même pas, on l'a vu plus haut, le moindre essai d'explication scientifique. Quant à la disparition des faunes, il en discute au contraire les causes probables et écarte, comme tout à fait insuffisantes, les conditions résultant des changements biologiques ou climatologiques aux différentes époques de la vie de la terre. Il ne reste plus, pour expliquer l'anéantissement de tous les êtres qui, vingt-sept fois se sont succédé sur le globe, que l'effet de perturbations géologiques, de dislocations puissantes de l'écorce terrestre, ayant amené un grand déplacement des mers, qui a dû agir à la fois sur les animaux terrestres et sur les animaux marins. C'est, on le voit, la reproduction à peu près intégrale des *révolutions du globe* de Cuvier, avec une généralisation encore plus grande.

On se demandera sans doute quels motifs puissants, tirés des faits d'observation, ont pu entraîner une conviction aussi nette et aussi profonde dans l'esprit du naturaliste éminent qu'était Alcide d'Or-

bigny, observateur sagace et précis des rapports et différences des espèces fossiles, voyageur infatigable qui avait étudié sur place les conditions de gisement des fossiles dans la plupart des contrées de l'Europe et jusque dans les régions lointaines de l'Amérique méridionale. D'Orbigny a pris grand soin de nous exposer lui-même ses raisons.

Chacun des étages qui se succèdent dans la série géologique, possède sa faune particulière, distincte de celle des étages qui la précèdent ou la suivent, et ces différentes faunes ne se lient aucunement par passage des formes entre elles ni par remplacement graduel, mais toujours par extinction brusque. La faune d'un étage s'arrête aux dernières couches de cet étage, et dès les premières couches de l'étage suivant, on voit apparaître des animaux très différents des premiers et constituant une faune nouvelle. Le nombre des espèces fossiles qui passent d'un étage à un autre étage est excessivement restreint, et pour les terrains jurassiques et crétacés, objet plus spécial des études de d'Orbigny, cette proportion ne s'élève pas à un pour cent. Ces rares espèces communes à deux ou trois étages, ont dû franchir ces limites, soit très accidentellement à l'état de vie, soit plus souvent à l'état de coquilles mortes. Les coquilles pourvues de chambres à air et par conséquent légères, telles que les coquilles de Céphalopodes, ont pu mieux que les autres flotter longtemps après la mort de l'animal et se mélanger à la faune littorale de l'étage suivant.

Ces diverses propositions, malgré la forme rigoureuse et presque mathématique que leur donne d'Orbigny, sont loin cependant de présenter un

caractère de certitude aussi absolu, parce qu'elles dépendent, pour une part notable, de l'appréciation toute personnelle et forcément un peu arbitraire que chaque naturaliste se fait de la limite de l'espèce et de son degré de variation. Lorsque d'Orbigny nous parle d'espèces qui, à l'état exceptionnel, traversent plusieurs étages géologiques, il est bien rare que l'on ait affaire à des formes entièrement identiques à elles-mêmes dans ces divers niveaux. Un observateur attentif saura presque toujours reconnaître, entre ces formes successives d'un même type, des variations appréciables, soit dans la taille, soit dans le contour de la coquille, soit dans les détails de son ornementation; variations légères, sans doute, mais constantes et qui suffisent à un œil exercé pour reconnaître, en toute assurance, le niveau précis d'où provient cette variété ou, comme on dit aujourd'hui à la suite de Waagen, cette *mutation* stratigraphique.

Lorsque d'autre part d'Orbigny sépare, sous des noms distincts, deux formes d'un même genre appartenant à deux étages géologiques successifs, il ne faudrait pas croire qu'il s'agit toujours de différences considérables et qui imposent à l'esprit l'idée d'une origine distincte : dans certains groupes zoologiques dont l'étude analytique a été particulièrement poussée fort loin, pour les coquilles d'Ammonites, par exemple, des côtes plus ou moins fines ou nombreuses, plus ou moins sinueuses ou infléchies, des tours de spire plus ou moins embrassants, suffisent aux paléontologistes, même à d'Orbigny, pour séparer deux espèces, parce que cette distinction a souvent un grand intérêt pour la caractéristique de

deux zones stratigraphiques. A ce point de vue, certains genres de Mollusques, par exemple les *Perisphinctes* ou les *Hoplites* dans les Ammonites, les *Trigonies* dans les Lamellibranches, la plupart des genres d'Oursins ont été littéralement *pulvérisés* par les descripteurs d'espèces. Il serait exagéré de prétendre que de pareilles différences sont fondamentales et excluent tout lien de parenté entre ces formes. On peut même dire que cette imprécision, cette absence de critérium des limites de l'espèce, cette multitude de variations régionales ou stratigraphiques élevées par les uns au rang d'espèces, regardées par les autres comme de simples variétés d'un même type spécifique, constituent, à l'heure actuelle, l'argument le plus fort de l'hypothèse transformiste en paléontologie.

Mais, ces réserves faites sur les idées trop absolues de d'Orbigny, les observations de ce savant n'en restent pas moins exactes dans leurs grandes lignes, et le remplacement brusque des faunes marines en passant d'un étage à un autre étage, ou même d'une zone à une autre zone, doit-être considéré à peu près comme une règle générale. Si l'explication de ce grand fait par des *créations successives* ne saurait nous satisfaire au point de vue scientifique, nous aurons plus loin à en chercher une interprétation rationnelle par des phénomènes de *migration de faunes* ou de *migration de milieux*, analogues à celles que Cuvier avait déjà si bien mis en évidence pour les animaux terrestres.

LIVRE II

L'HYPOTHÈSE TRANSFORMISTE

CHAPITRE IV

Précurseurs et fondateurs du transformisme.

Les précurseurs : Gœthe, Oken, Buffon. — Les fondateurs du transformisme : Lamarck, Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire, Charles Darwin.

§ 1. Les précurseurs : Buffon, Gœthe, Oken. — Deux hypothèses seulement peuvent être imaginées pour expliquer les multiples changements des formes vivantes qui s'observent depuis l'apparition de la vie sur le globe jusqu'à la faune actuelle : l'hypothèse de créations indépendantes pour chaque espèce ou bien celle du rattachement des formes animales les unes aux autres par voie de descendance et de transformations graduelles. Il n'est donc pas étonnant de voir l'hypothèse transformiste apparaître de très bonne heure dans l'esprit des hommes, sinon sous la forme de véritable théorie scientifique, au moins à l'état de conceptions philosophiques plus ou mois vagues. C'est ainsi que l'on a pu, en forçant un peu les textes, trouver des précurseurs de

Darwin jusque parmi les philosophes grecs et latins : *Anaximandre*, *Empédocle* et *Lucrèce;* mais l'idée d'évolution s'y trouve tellement voilée au milieu d'un amas informe de croyances à la génération spontanée, à l'action créatrice du limon terrestre, à l'éclosion d'êtres monstrueux et chimériques, qu'il vaudrait mieux sans doute, s'abstenir de tirer de l'oubli ces œuvres de pure imagination.

Il faudrait être presque aussi sévère pour les philosophes naturalistes de la Renaissance et du XVIIIe siècle *Bacon*, *Pascal*, *Charles Bonnet*, *de Maillet*, *Maupertuis*, *Kant*, chez lesquels l'idée transformiste se dégage bien vaguement des conceptions relatives à l'apparition spontanée des germes ou des espèces animales.

Oken, *Gœthe* et *Buffon* apportent dans l'étude de la transformation des êtres vivants, leurs solides qualités de naturalistes observateurs, et orientent la question dans une voie plus précise et plus féconde. *Gœthe* insiste, après *Oken*, sur la répétition et la métamorphose des organes : chez les végétaux, la feuille se transforme en enveloppes et en organes de la fleur; chez les animaux supérieurs, la vertèbre se modifie et se renfle pour constituer le crâne. Les formes primitives d'animaux et de plantes se compliquent ainsi peu à peu par la répétition et la différenciation de parties semblables. *Buffon* possédait déjà des notions très exactes sur la succession des êtres aux diverses *Époques de la nature*, titre qu'il a donné à l'un de ses ouvrages les plus importants.

Les mers anciennes ont nourri des formes nombreuses de Mollusques, de Crustacés et de Poissons d'un type disparu ; ces formes animales ont été

sans cesse renouvelées, les unes en se perfectionnant les autres en dégénérant; ces dernières, moins parfaites, moins actives, ont cédé la place aux premières et ont disparu ou disparaîtront avec le temps. Nous trouvons ici pour la première fois une conception un peu nette de la *lutte pour l'existence* sur laquelle les travaux de Charles Darwin devaient un peu plus tard appeler si magistralement l'attention du monde savant.

§ 2. Les fondateurs du transformisme : Lamarck, Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire, Darwin. — Tout a été dit et depuis longtemps sur l'œuwre des illustres fondateurs du transformisme, Lamarck, Geoffroy-St-Hilaire, Darwin. Divers savants[1] ont longuement exposé et discuté leurs conceptions, d'ailleurs assez différentes, sur le mécanisme et les procédés d'évolution des êtres vivants ; influence des *besoins* et des *habitudes* sur le développement ou au contraire sur l'atrophie des organes avec Lamarck ; action directe des *milieux ambiants* avec Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire ; *lutte pour la vie* et comme conséquence *sélection naturelle* compliqué de *sélection sexuelle* avec Ch. Darwin. A l'heure actuelle, les biologistes discutent encore sur la valeur et l'importance comparée de ces diverses causes modificatrices des êtres vivants, et il semble bien résulter de ces discussions que, si les unes et les autres paraissent bien exercer une action partielle sur les phénomènes d'évolution morphologique, aucune d'elles ne suffit encore à

1. On pourra consulter à ce sujet les deux livres très intéressants écrit par M. Édmond Perrier : *Le transformisme* (1888); *La Philosophie zoologique avant Darwin* (1884).

donner une solution satisfaisante et définitive de ce problème à la fois si complexe et si passionnant.

Il n'entre pas dans le cadre de ce livre d'étudier en détail le *côté physiologique* de l'hypothèse transformiste et nous n'aborderons même qu'incidemment la discussion des arguments biologiques qui constituent la partie fondamentale, souvent même exclusive, de l'œuvre de Lamarck, de Geoffroy-Saint-Hilaire et de Darwin. En revanche nous examinerons avec soin ce que l'on peut appeler le *côté historique* de l'œuvre de ces savants, c'est-à-dire les *essais de synthèse* ébauchés par ces illustres zoologistes pour dresser, à l'aide des documents fournis par les animaux vivants et fossiles, les premiers *arbres généalogiques* des êtres qui ont peuplé la terre. Ces questions importantes et qui devraient être la conclusion définitive et comme le contrôle de l'hypothèse transformiste ont été trop souvent laissées dans l'ombre par les commentateurs de Lamarck et de Darwin. Peut-être beaucoup de lecteurs de ce livre éprouveront-ils quelque surprise en constatant, documents précis en main, sinon le néant absolu, tout au moins l'extrême faiblesse des tentatives faites dans cette voie par les illustres fondateurs du transformisme.

CHAPITRE V

Lamarck et le Lamarckisme.

La philosophie zoologique. — La génération spontanée des germes. — Le plan de progression préexistant. — Influence des besoins et des habitudes. — Un premier essai de généalogie des êtres.

Nul ne saurait contester à Lamarck la gloire d'avoir rassemblé le premier, en un corps de doctrine réellement scientifique, les hypothèses jusque-là flottantes relatives à la *variabilité des espèces* et au passage des formes animées les unes aux autres par voie de modifications graduelles. Mais après avoir payé au savant classificateur des *Animaux sans vertèbres* le juste tribut d'admiration qui lui est dû, il devient facile de s'expliquer le faible retentissement d'œuvres telles que la *Philosophie zoologique* et le peu d'influence qu'elles ont exercé sur l'esprit des naturalistes contemporains. Un style lourd et diffus, parfois même peu intelligible, des redites incessantes et inutiles, un exposé dogmatique qu'illustrent trop rarement des exemples concrets, brièvement cités et souvent mal choisis, des échappées sans fin dans le domaine psychique, rendent la lecture des ouvrages philosophiques de Lamarck, à la fois pénible

et peu démonstrative pour le naturaliste. Le contraste est saisissant avec l'élégante clarté et la documentation serrée et précise des travaux de Georges Cuvier, contemporain et collègue de Lamarck dans une autre chaire du Muséum de Paris, et défenseur déterminé de la fixité des espèces. Aussi n'y a-t-il rien d'étonnant que Cuvier n'ait jamais pris même la peine de discuter sérieusement les idées de Lamarck, alors qu'il faisait à son autre collègue, Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire, l'honneur d'une discussion retentissante qui passionnait toute l'Europe scientifique.

On peut résumer en quelques propositions simples et fondamentales les grandes lignes de la philosophie lamarckienne.

1. La nature crée elle-même, par voie de génération directe ou spontanée, les premiers traits de la vie dans des masses *gélatineuses* pour les animaux et *mucilagineuses* pour les végétaux, masses dans lesquelles pénètrent des fluides subtils, particulièrement répandus dans lieux chauds et humides. Ces fluides, en élargissant les interstices de la masse gélatineuse, la transforment en tissu cellulaire et la rendent propre aux phénomènes de la vie.

2. Les êtres vivants ont formé, depuis leur première apparition sur le globe, plusieurs séries ordonnées qui se développent des formes simples jusqu'aux plus compliquées et réalisent les diverses phases d'un *plan préexistant* dû à l'Auteur suprême de toutes choses.

3. Le développement de ce *plan de progression* est troublé par des circonstances extérieures créant aux animaux des *besoins* divers, puis des *habitudes*.

Celles-ci nécessitent l'emploi plus fréquent de tel ou tel organe, ce qui le développe et l'agrandit, tandis que le défaut d'usage le diminue et finit par le faire disparaître.

4. Les circonstances extérieures influent donc sur la forme et l'organisation des animaux. Ces modifications se transmettent par voie de génération et se conservent par hérédité, tant que de nouveaux besoins n'interviennent pas.

Tel est le côté théorique, de beaucoup le plus séduisant, de l'œuvre philosophique de Lamarck. Voyons maintenant comment le savant naturaliste du Muséum a su faire l'application de ces principes à l'histoire du développement du monde animé.

Bien que Lamarck ait connu et décrit beaucoup d'espèces d'Invertébrés fossiles, il ne s'est risqué que fort peu et comme à regret, dans le domaine de la Paléontologie philosophique. C'était encore une question pour lui de savoir si, en présence des moyens qu'a pris la Nature pour assurer la conservation des espèces, des races entières ont pu se trouver anéanties ou perdues. L'extinction des espèces ne lui paraît admissible que pour les grands animaux terrestres, grâce seulement à l'intervention active de l'homme ; et encore ne lui semble-t-il pas impossible de découvrir un jour les *espèces dites éteintes*, même les *Paléothérium*, les *Anoplothérium*, le *Mégathérium*, les *Mastodontes* de Cuvier, en des points inexplorés de notre planète.

Si les idées de Lamarck sont donc très en retard sur celles de Cuvier, en ce qui concerne la succession des faunes dans les temps géologiques, en revanche il s'élève avec beaucoup de justesse contre

l'idée des *catastrophes universelles* ayant anéanti la plus grande partie des espèces sur toute la surface du globe. La nature ne nous montre que des catastrophes locales, telles les éruptions volcaniques, les tremblements de terre, etc., dont l'action, si énergique soit-elle, est toujours limitée et n'empêche pas la marche générale, lente et progressive, des phénomènes naturels. Il est donc permis de considérer Lamarck comme un précurseur de l'école des *causes actuelles* en géologie.

Lamarck n'a tiré, avons-nous dit, des animaux fossiles aucun parti ni aucun argument pour appuyer ses conceptions théoriques sur l'évolution des êtres ; mais il a eu le mérite d'avoir, le premier sans doute de tous les naturalistes de son temps, fait une tentative pour dresser, dans son chapitre terminal de la *Philosophie zoologique*, un *tableau généalogique* des formes animales, depuis les types les plus simples jusqu'aux Mammifères, à l'exception de l'homme.

L'arbre généalogique de Lamarck est *diphylétique*, c'est-à-dire composé de deux branches qui ont dû diverger de très bonne heure. La vie serait apparue au sein des eaux (ce qui est assez conforme aux hypothèses actuelles), ou au moins dans des lieux très humides.

La matière gélatineuse initiale aurait donné d'abord une première branche, qui débute par les *Infusoires* et, par l'intermédiaire des *Polypes*, a passé aux *Radiaires* ou animaux *Rayonnés*.

La deuxième branche aurait pris naissance dans le corps d'autres animaux, spécialement sous la forme des *Vers intestinaux* et des *parasites;* puis

quelques-uns des Vers aquatiques, tels que les *Gordius*, se sont *habitués à s'exposer à l'air* et ont donné les Cousins, les Ephémères et autres *Insectes*. Parmi ceux-ci, quelques-uns, par des habitudes de vie solitaire ou cachée, ont produit les *Arachnides*. Celles des Arachnides qui ont à nouveau fréquenté les eaux ont amené, par l'intermédiaire des Scolopendres, des Iules et des Cloportes, la formation du grand groupe des *Crustacés*.

Les autres Vers, à habitudes demeurées aquatiques, ont donné les *Annélides*, les *Cirripèdes*, et enfin les *Mollusques*.

Quant aux premiers *Vertébrés*, malgré l'*hiatus* considérable qui les sépare des autres animaux, Lamarck n'hésite pas à les rattacher aux Mollusques, d'abord sous la forme des *Poissons*, qui ont ensuite servi à former les Batraciens et les Reptiles. C'est vraisemblablement de ceux-ci que dérivent, par deux rameaux distincts, les Vertébrés supérieurs : un premier rameau mène des *Chéloniens* aux *Oiseaux* et peut-être, par les Pingouins et les Manchots, aux *Mammifères Monotrèmes* (Ornithorhynque) ; un deuxième rameau des Reptiles conduit, par les *Sauriens* et les *Crocodiliens*, aux *Mammifères Amphibies ;* ceux-ci sont la source où *tous les autres Mammifères ont puisé leur origine*. Les Mammifères amphibies se seraient, à cet effet, divisés en trois branches : l'une restée marine, les *Cétacés ;* la deuxième, par des habitudes littorales et herbivores, a conduit aux *Ongulés*, tandis que la dernière, à alimentation carnassière, aurait produit les *Onguiculés*. Quant à l'*Homme*, il occupe une place à part, et *son origine est différente*.

Nous avons tenu à citer, avec quelque détail, ce premier essai généalogique, dû à Lamarck, essai dans lequel tout lecteur tant soit peu familier avec les choses de la nature a déjà vu que presque tous les rapports admis par l'auteur sont inexacts, superficiels, et contredits par toutes les données embryologiques et paléontologiques. Comment peut-il se faire que Lamarck, qui connaissait si parfaitement les animaux Invertébrés, ait pu, sur de simples motifs d'habitat, rattacher les Insectes aux Vers intestinaux, faire dériver les Crustacés des Arachnides, et ceux-ci des Insectes, contrairement à l'ordre géologique d'apparition de tous ces groupes? Comment a-t-il pu concevoir, pour les Vertébrés, des filiations aussi monstrueuses que celles qui consistent à faire descendre les Poissons des Mollusques, les Oiseaux des Tortues, et à prendre les Mammifères marins, qui sont de date relativement récente, pour la souche de tous les Mammifères terrestres ? De semblables conceptions sont véritablement déconcertantes de la part d'un observateur aussi éminent que le fut Lamarck, et ne peuvent guère s'expliquer que par un désir immodéré de construire à la hâte, même au prix de l'erreur, une synthèse grandiose de tout le règne animal. De trop nombreux exemples de ces synthèses hâtives et généralement fausses se révéleront à nous en poursuivant l'histoire des doctrines paléontologiques jusqu'à notre époque.

CHAPITRE VI

Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire.

L'action directe des milieux. — L'hypothèse des variations brusques. — Les phénomènes d'arrêt de développement.

Comme son collègue du Jardin des Plantes, Etienne Geoffroy-Saint-Hilaire fut résolument transformiste. Au point de vue du mécanisme de l'évolution, ses idées ne diffèrent, on peut dire, de celles de Lamarck que par des nuances. Comme lui, il admet l'unité d'un plan préétabli dont la réalisation s'exécute en partie sous l'influence des besoins et des habitudes, mais plutôt encore sous l'*action directe des milieux ambiants,* parmi lesquels Geoffroy considère comme les plus importants : le refroidissement de la Terre et surtout l'appauvrissement graduel de la quantité d'oxygène contenu dans l'air. De là l'influence prépondérante que ce savant est amené à attribuer aux modifications de l'acte respiratoire.

Mais Geoffroy-Saint-Hilaire est resté, plus encore que Lamarck, étranger à la paléontologie et à l'histoire généalogique réelle des êtres vivants, ce qui nous permettra de ne pas insister longuement sur

ses travaux. Par contre, il est intéressant de signaler dans son œuvre deux idées très personnelles, destinées l'une et l'autre à se développer, plus tard, dans l'histoire des doctrines transformistes : c'est d'abord *l'hypothèse des variations brusques*, substituée à celle des *transformations lentes* admises par Lamarck et Darwin ; dans cette hypothèse, les changements rapides du milieu ambiant agiraient de préférence sur l'embryon et détermineraient la production assez brusque de formes nouvelles, comme l'expérimentation produit des *monstruosités* en plaçant des embryons dans des conditions anormales de développement ; ces espèces nouvelles, une fois formées, se conserveront par la voie de l'hérédité. Cette hypothèse, dont la paternité appartient sans conteste à Geoffroy, a reparu à diverses reprises dans la science sous le nom de *saltation* et a reçu dans ces derniers temps une forme et une actualité nouvelles dans les curieuses observations botaniques de M. Hugo de Vries. Nous aurons à la discuter par la suite, au point de vue paléontologique.

Plus importante encore par ses conséquences théoriques et pratiques, est l'idée entrevue par Geoffroy de la comparaison de l'état adulte des animaux inférieurs avec les stades embryonnaires des animaux plus élevés en organisation. Les animaux inférieurs apparaissent ainsi comme s'ils avaient été frappés d'un *arrêt de développement* dans la réalisation de leur plan initial. Il est sans doute permis de voir dans ces idées de Geoffroy le germe des théories de parallélisme entre le *développement embryologique individuel et l'évolution*

paléontologique d'une même forme animale, théorie féconde si on ne la pousse pas à l'extrême, et dont nous aurons à montrer quelques heureuses applications à l'histoire de plusieurs groupes d'animaux fossiles.

CHAPITRE VII

Charles Darwin et le Darwinisme.

L'origine des espèces. — La sélection darwinienne. — Les lacunes de la Paléontologie. — La descendance de l'Homme.

Les idées transformistes de Lamarck et de Geoffroy-Saint-Hilaire ne trouvèrent qu'un bien faible écho parmi les naturalistes leurs contemporains. Elles succombèrent momentanément, en France surtout, sous l'influence prépondérante et quelque peu autoritaire de Georges Cuvier et de son école. C'est à grand'peine que l'on peut trouver, dans la période de quarante ans comprise entre Lamarck et Darwin, quelques rares naturalistes ayant émis plus ou moins vaguement des opinions transformistes : Herbert, Rafinesque, Naudin, Hooker, en botanique ; Grant, Haldemann, Schaffhausen, Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire, Wallace en zoologie, d'Omalius d'Halloy et Keyserling, parmi les géologues. Lorsque parut, en 1859, le livre de Charles Darwin sur l'*Origine des espèces*, cet événement, qui marque une date mémorable dans l'histoire des sciences naturelles, put être regardé comme une véritable révélation.

L'œuvre de Darwin est trop connue pour qu'il

soit nécessaire de l'exposer ici avec quelque détail. Il suffira de rappeler que l'idée maîtresse du savant zoologiste anglais fut d'appliquer à l'*évolution naturelle* des êtres les procédés de *sélection artificielle* mis en œuvre par les éleveurs anglais pour la production de nombreuses variétés — fixées ensuite par la voie de l'hérédité — parmi les races d'animaux domestiques, les Pigeons, les Porcs, les Bœufs, les Chevaux, les Chiens, etc. Dans la nature, une *sélection naturelle* analogue se serait produite, beaucoup plus lentement sans doute, parmi les espèces sauvages et, sous l'influence exclusive de la *concurrence vitale*, aurait amené l'extinction des formes moins aptes à soutenir la lutte, et la survivance des variations nouvelles mieux adaptées aux conditions ambiantes. A côté de ce facteur principal de l'évolution, les autres causes, telles que l'influence des habitudes ou celle plus directe du milieu ne jouent qu'un rôle subordonné et difficile à préciser.

On peut à bon droit adresser au *Darwinisme* le reproche d'être à cet égard trop exclusif et d'avoir méconnu un peu l'importance des influences transformatrices mises en lumière par les savants français, Lamarck et Geoffroy-Saint-Hilaire, dont nous avons plus haut analysé les œuvres. La *concurrence vitale* de Darwin, très séduisante pour expliquer l'extinction des espèces et même la disparition des variétés intermédiaires, ne rend aucun compte de la production de variations nouvelles, à tel point que Darwin se voit obligé de se remettre de ce soin au simple hasard, autant dire à l'inconnu.

En revanche, l'œuvre de Darwin est à tous égards beaucoup plus précise et surtout mieux documentée

que celle de ses devanciers. Doué d'un merveilleux esprit d'observation que de lointains voyages avait de bonne heure aiguisé et développé, apte à saisir et à mettre en lumière les rapports compliqués de la biologie et des mœurs des plantes et des animaux, puissamment soutenu par une érudition presque universelle, l'illustre naturaliste anglais put apporter dans la défense de la théorie transformiste une puissance démonstrative qui faisait défaut à ses prédécesseurs, et qui ne pouvait manquer d'entraîner bientôt l'adhésion du plus grand nombre des biologistes.

Mais, il importe d'en faire la remarque, Darwin était fort peu paléontologiste. Les seuls animaux fossiles dont il se soit occupé personnellement et avec un talent très réel, les *Cirripèdes :* Anatifes, Balanes, Coronules, forment un groupe dégradé, à l'état adulte, par la fixation ou le parasitisme, et peu susceptible par cela-même d'apporter une contribution intéressante à l'histoire de l'évolution. Aussi Darwin n'a-t-il abordé qu'avec une extrême réserve le côté paléontologique, cependant capital, de l'hypothèse transformiste. Sa vaste érudition lui permettait toutefois d'apprécier à leur juste valeur la gravité des objections formulées contre cette théorie par des hommes de la valeur de E. Forbes, de Woodward, de Murchison, de Sedgwick, de Pictet, d'Agassiz, de Barrande, de d'Archiac, et de tant d'autres partisans déterminés de la fixité des espèces et du renouvellement intégral des faunes fossiles. Obligé de donner une réponse à ces objections de fait, Darwin n'a pu les combattre que par une argumentation théorique, parfois de valeur médiocre, mais toujours ingénieuse. « Si l'on observe si rarement, répond-il,

dans les couches de l'écorce terrestre, les formes intermédiaires innombrables que nécessite la théorie transformiste, c'est que ces formes ont pu ne se reproduire qu'en des régions très restreintes, et qu'elles ont dû en outre disparaître rapidement devant la concurrence de variétés mieux douées pour soutenir la lutte et plus susceptibles de se répandre par migrations, sur de vastes surfaces. D'autre part, la continuité, nécessaire dans l'hypothèse transformiste, de formes animales lentement modifiées, d'un étage à l'autre, se trouve interrompue par les *lacunes* inévitables que comporte la série sédimentaire et dont il est encore difficile d'apprécier l'importance. » Enfin et avant tout autre argument, Darwin plaide la pénurie évidente des documents paléontologiques. De toute la surface de la terre, seule l'Europe et une partie de l'Amérique du Nord pouvaient passer, à l'époque de Darwin, comme suffisamment étudiées pour avoir livré une bonne part des archives enfouies dans le sous-sol : que ne faut-il pas attendre de l'exploration future des immenses contrées de l'Asie centrale, de l'Afrique, de l'Australie, de l'Amérique du Sud?

Tous ces raisonnements, si justes soient-ils dans une certaine mesure, ne sauraient cependant remplacer le contrôle nécessaire de la théorie transformiste par les faits, c'est-à-dire par la reconstitution précise et réelle de la série des formes par lesquelles a dû passer, dans la longue série des temps géologiques, chacun des types actuels d'êtres vivants. Ce travail de reconstruction des arbres généalogiques, Darwin n'a jamais osé l'entreprendre, à une exception près, celle qui a trait à la *Descendance de l'homme*.

Cette question brûlante des origines humaines avait été trop souvent objectée à Darwin soit par les naturalistes, soit plus souvent encore par les philosophes et les méthodistes, pour qu'il fût possible à l'auteur de l'*Origine des espèces* de se dérober sans une réponse décisive. Et c'est peut-être dans cette réponse qu'éclate le plus nettement le contraste qui caractérise sur tant de points l'œuvre darwinienne : d'une part l'admirable ingéniosité de Darwin dans ses études comparées des caractères anatomiques, intellectuels et psychiques de l'homme et des animaux; de l'autre la faiblesse véritablement décevante des arguments positifs et des faits précis, relatifs à la reconstitution *réelle* du rameau humain. Jetons avec l'auteur un coup d'œil rapide sur les étapes principales de cette histoire.

Les nombreux faits de ressemblance matérielle et morale entre l'homme et les animaux, longuement étudiés dans le livre sur la *Descendance de l'homme*, démontrent de la manière la plus claire, dit-il, que l'homme descend d'un *type inférieur*. Malgré le remarquable développement de son cerveau et la richesse de ses facultés mentales, l'homme ne peut prétendre à former à lui seul ni un *règne* spécial, ni une *sous-classe* de Mammifères comme le veut Owen, ni même un *ordre* de cette classe, comme l'ont proposé Blumembach et Cuvier sous le nom d'ordre des *Bimanes*. Linné était dans le vrai en faisant rentrer l'homme avec les Quadrumanes dans l'ordre unique des *Primates*. Huxley divise les Primates en trois sous-ordres : l'*Homme*, les *Singes*, les *Lémuriens*. Ce rang de sous-ordre est encore trop élevé pour l'homme qui, au point de vue généalogique, ne

devrait représenter tout au plus qu'une *famille* ou même mieux une simple sous-famille des Primates.

Les *Singes* ou *Simiadés* comprennent deux groupes : les Singes de l'Ancien Monde (groupe *Catarrhin*) et les Singes du Nouveau Monde (groupe *Plathyrrhin*, distinct du précédent par le nez large et aplati et par une prémolaire de plus à chaque mâchoire). Par sa dentition réduite à trente-deux dents et par la conformation des narines, l'Homme appartient au premier groupe ; on ne peut douter qu'il ne soit un descendant de la souche simienne de l'Ancien Monde.

Dans ce groupe lui-même, les *Singes Anthropomorphes :* Gorille, Chimpanzé, Orang-Outang, Gibbon, forment un sous-groupe naturel auquel l'homme ressemble par des traits particuliers, tels que l'absence de callosités et de queue et l'apparence générale ; nous pouvons en conclure que l'Homme doit son origine à quelque ancien membre du sous-groupe des Anthropomorphes. Cet ancêtre a dû vivre probablement sur le continent africain, patrie du Gorille et du Chimpanzé ; sa divergence de la souche catarrhine remonte très haut, peut-être à une époque aussi éloignée que la période Éocène. L'absence de formes intermédiaires ne peut nous surprendre, étant donnés les principes mêmes de la théorie de la sélection naturelle, et d'autre part l'état peu avancé ou presque nul des recherches géologiques dans ces régions tropicales où l'homme a pu prendre naissance.

Tout cela n'est, on le voit sans peine, qu'hypothèses et probabilités, dont quelques-unes au moins paraissent inexactes dans l'état actuel de nos connaissances ; par exemple, l'origine africaine de

l'homme et le recul jusqu'à l'époque Éocène du premier progéniteur du rameau humain. Nous allons voir que la recherche des degrés plus inférieurs de la généalogie humaine va se montrer encore plus nuageuse.

Au-dessous des Singes, Darwin s'adresse au groupe des Faux Singes ou *Lémuriens*. Pour quelle raison ? Tout simplement parce que ces animaux sont inférieurs aux vrais Singes, qu'ils sont géologiquement plus anciens et enfin qu'ils forment un groupe très diversifié conduisant par une pente insensible aux Mammifères placentaires les plus inférieurs, les plus petits, les moins intelligents.

Des considérations analogues aux précédentes conduisent Darwin aux *Marsupiaux*, puis aux *Monotrèmes* et, par ces derniers, aux *Reptiles*, sans qu'on trouve, dans tout cet exposé, aucune tentative, si rudimentaire soit-elle, pour préciser les genres fossiles par lesquels a dû passer cette longue généalogie.

Descendant plus bas encore dans l'échelle des êtres, Darwin admet que les cinq grandes classes de Vertébrés : Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Amphibiens et Poissons, descendent d'un même prototype, attendu que tous les animaux qui les constituent possèdent, surtout pendant l'état embryonnaire, un grand nombre de caractères communs. Tous les Vertébrés doivent descendre de quelque souche pisciforme, ayant passé par des états analogues à celui du *Lépidosiren*, des *Poissons Ganoïdes* et plus bas encore de l'*Amphioxus*. De ce dernier, le plus dégradé de tous les Vertébrés actuels, et entièrement dépourvu d'ampoule cérébrale, on passe, suivant les recherches de

Goodsir, aux larves d'*Ascidiens* — pourvues d'un rudiment de corde dorsale — c'est-à-dire à des *Vers marins*.

C'est à ces aperçus véritablement rudimentaires, et empruntés, du reste, aux travaux d'Huxley, de Kowalevsky, de Goodsir, que se réduit l'unique tentative faite par Darwin pour reconstituer la généalogie de l'un des rameaux des êtres vivants. Sera-t-il trop sévère de conclure que, paléontologiquement du moins, la question de l'*Origine des espèces* demeurait entière?

CHAPITRE VIII

Édouard Hæckel et la méthode embryogénique.

L'Histoire de la création. — Parallélisme de l'Ontogénie et de la Phylogénie. — Les stades du développement embryologique. — Étude et critique des essais phylogéniques d'Hæckel. — La généalogie humaine. — La crise du transformisme.

Les idées transformistes, si brillamment exposées par Charles Darwin, devaient demeurer longtemps encore sans écho parmi les naturalistes français attachés, presque sans exception, aux idées cuviériennes. En revanche, Darwin rencontra d'emblée, en Angleterre, et plus encore en Allemagne, un public scientifique très favorable et même un certain nombre d'adeptes passionnés. L'un des plus enthousiastes, parmi ces fervents propagateurs de la doctrine darwinienne, fut le professeur Ed. Hæckel, de l'Université d'Iéna. Dans ses ouvrages retentissants sur la *Morphologie générale* et sur l'*Histoire de la création naturelle*, Hæckel analyse toutes les conséquences de l'hypothèse transformiste et, tout comme Darwin, les étudie exclusivement en zoologiste, auquel le domaine de la paléontologie reste fermé ou du moins très peu familier.

La méthode d'Hæckel est essentiellement une *méthode embryogénique* ou *ontogénique* suivant le néologisme admis par ce savant. Elle repose sur cette loi importante déjà entrevue par Geoffroy-Saint-Hilaire, Serres et Müller, invoquée à diverses reprises par Darwin, loi que l'on peut formuler dans les termes suivants : *le développement embryogénique d'un être vivant actuel est un résumé raccourci des phases par lesquelles a passé le développement paléontologique du groupe auquel se rapporte l'espèce étudiée.* Autrement dit, en adoptant le langage d'Hæckel : « *l'ontogénie est une répétition, une récapitulation* « *brève et rapide de la phylogénie*, conformément « aux lois de l'hérédité et de l'adaptation ».

Cette loi du parallélisme de la phylogénie et de l'ontogénie, très importante au point de vue philosophique, et susceptible d'éclairer d'une lueur générale la recherche de l'évolution des animaux, demande toutefois à être maniée avec la plus extrême prudence. Elle ne saurait, en aucun cas, se passer du contrôle fourni par l'*évolution réelle*, c'est-à-dire par la connaissance des documents paléontologiques. Son application trop rigoureuse et trop exclusive ne pouvait manquer d'entraîner Hæckel dans de graves erreurs.

Plus hardi que Darwin, le savant zoologiste allemand n'a pas craint d'aborder de front, par la méthode embryogénique, la reconstitution de l'arbre généalogique général des êtres organisés, végétaux et animaux, depuis l'apparition de la vie sur le globe jusqu'à nos jours. En tête de son système, se place une première hypothèse inévitable, celle de l'apparition du premier germe de vie par voie de *génération spontanée*.

Cette production spontanée d'organismes très simples, entièrement formés d'un protoplasma homogène, sans noyau ni enveloppe cellulaire, tels que le sont les *Monères* actuelles, a dû se produire aux débuts de l'évolution du globe, dès que les conditions de la vie ont été réalisées à sa surface ; mais elle a dû se continuer aussi dans les périodes ultérieures et pourrait se produire encore sous nos yeux, bien que l'on n'ait pu en obtenir jusqu'ici une démonstration rigoureuse.

A la base de son système généalogique, Hæckel introduit donc les Monères, associées à quelques autres types inférieurs, mais d'une organisation un peu plus élevée, tels les Amibes, les Infusoires flagellés, les Diatomées, les Champignons myxomycètes, les Rhizopodes. Dans la pensée de l'auteur, tous ces êtres ne sont franchement ni des animaux, ni des végétaux, et méritent de former un règne à part, sous le nom de *Protistes*.

Mais c'est aux Monères que revient plus particulièrement, dans le système d'Hæckel, le rôle essentiel comme point de départ de l'arbre généalogique des êtres vivants. Cet arbre peut avoir été soit *monophylétique*, soit *polyphylétique*, suivant que l'on admet l'existence première de monères d'un seul type ou bien de monères de trois types, animales, végétales et neutres ; ces dernières sont considérées comme le point de départ du règne des Protistes. Toutefois, Hæckel penche visiblement pour le système monophylétique.

Nous limitant ici à l'évolution du règne animal, nous voyons Hæckel établir, par la méthode de l'ontogénie comparée, l'origine unitaire ou monophylé-

tique de sept types principaux de ce règne. Tous les animaux passent au cours de leur développement embryogénique par les stades suivants : 1° cellules sans noyau (œuf fécondé) correspondant au type Monère ; 2° cellule avec noyau représenté par le type Amibe; 3° état polycellulaire simple ou *Morula*, fixé aujourd'hui sous la forme Synamibe ; 4° amas cellulaire aplati ou *Planula ;* 5° amas cellulaire creusé d'une cavité ou type *Gastrula ;* ce stade se retrouve dans l'ontogénie de tous les types depuis les Éponges, les Méduses, les Coraux, les Vers, les Tuniciers, les Rayonnés jusqu'aux Mollusques et même jusqu'aux Vertébrés inférieurs; elle a dû exister à l'époque Laurentienne comme un groupe animal hypothétique, les *Gastréades*.

A partir de ce point commun, l'évolution des six groupes zoologiques supérieurs suit une direction divergente. Les Gastréades forment d'abord deux branches : dans la première, les animaux se fixent au fond de la mer et deviennent la forme souche des *Zoophytes* subdivisés en Spongiaires, Polypiers et Méduses. Le deuxième rameau conserve la libre locomotion et évolue vers le type primitif des *Vers ;* c'est des quatre sections de ce dernier groupe que seraient dérivés les deux types animaux les plus élevés, d'une part les *Échinodermes* et les *Arthropodes ;* de l'autre les *Mollusques* et les *Vertébrés*.

Il n'entre pas dans le plan de ce livre de suivre dans tous leurs détails les idées d'Hæckel sur l'évolution spéciale de chacun de ces grands types d'organisation. Mais en revanche nous devons examiner avec soin sur quelles bases paléontologiques reposent les déductions phylogéniques du savant zoologiste d'Iéna.

Le groupe des *Protozoaires* comprendrait les types à la fois les plus simples et les plus anciens du règne animal. Hæckel *suppose* l'existence à l'époque Laurentienne de types se rapportant aux phases *Monère*, *Morula*, *Planula* et *Gastrula*. Mais ce sont là de simples vues de l'esprit; nous verrons dans le chapitre de ce livre consacré aux débuts de la vie sur le globe, que le seul fait d'observation géologique sur lequel s'appuie l'hypothèse d'Hæckel, à savoir le fameux *Eozoon canadense* des gneiss laurentiens du Canada, considéré par Dawson et Carpenter comme un Foraminifère géant, doit être ramené à l'état d'une simple structure minéralogique.

La phylogénie des *Eponges* et des *Acalèphes* ou Méduses ne repose, dans le livre d'Hæckel, sur aucun document d'ordre géologique. Il n'en est plus de même pour les *Polypiers* ou Coraux, les *Tétracoraux* ou coraux à quatre cloisons rayonnantes représentant, d'après l'auteur, la souche ancestrale d'où sont sorties, comme deux rameaux divergents, les deux légions des *Hexacoraux* et des *Octocoraux*, caractérisés par six et huit cloisons radiaires. Paléontologiquement, les Tétracoralliaires ont en effet précédé les deux autres groupes et sont particulièrement abondants dans les terrains primaires.

Le rameau ou *phylum* des *Vers* ne nous offre naturellement aucun point d'appui paléontologique, en raison de la nature molle de ces animaux. C'est cependant de divers types de ce rameau que dériveraient, selon Hæckel, tous les groupes d'animaux supérieurs.

Les *Mollusques* sembleraient au premier abord devoir nous fournir des documents phylogéniques

précis en raison de l'abondance de leurs *coquilles calcaires* dans toutes les couches géologiques. Mais d'une part la coquille est un organe morphologique peu important, et de l'autre les quatre grands ordres de Mollusques: les *Brachiopodes*, les *Acéphales*, les *Gastropodes*, les *Céphalopodes* sont déjà entièrement différenciés avec tous leurs caractères dès les couches les plus inférieures de l'ère primaire; l'évolution du groupe est donc encore plus ancienne et les périodes lointaines dans lesquelles elle a dû s'effectuer ne nous ont laissé aucune trace de formes fossiles pouvant nous éclairer sur l'origine et la différenciation de ces êtres. On peut dire cependant que les Brachiopodes qui occupent le dernier rang parmi ces ordres, pullulent dans les temps primaires, tandis que les Lamellibranches et les Gastropodes se seraient développés comme deux branches divergentes de types très voisins au moins des Brachiopodes actuels. Quant au groupe très supérieur des Céphalopodes, comprenant les Poulpes, les Seiches et les Calmars actuels, groupe dont l'apogée remonte jusqu'aux temps secondaires, ils dériveraient, selon Hæckel, des rameaux les plus inférieurs de l'ordre des Gastropodes; mais de l'aveu même de l'auteur, les formes de passage font tout à fait défaut paléontologiquement.

L'histoire des *Échinodermes* est un peu mieux connue, grâce à leur abondance dans les couches géologiques et à leur remarquable évolution individuelle. Le groupe le plus primitif est celui des Étoiles de mer ou *Astéries*, chez lesquels le nombre des rayons n'est pas encore fixé au chiffre de cinq; Hæckel considère ces animaux comme un assem-

blage de vers articulés qui se seraient développés par bourgeonnement radié autour d'un ver central; mais on sait aujourd'hui que cette idée repose sur des observations paléontologiques reconnues inexactes. Des Astéries auraient dérivé les *Crinoïdes* ou Lis de mer par voie de fixation d'une Astérie à l'aide d'une tige plus ou moins allongée; quelques Crinoïdes, tels que les Comatules, passent par un second stade dans lequel ils finissent par se détacher de leur tige.

Dans les deux autres types d'Échinodermes, les *Oursins* et les *Holothuries*, il n'y a plus de bras libres; ceux-ci se sont fixés en un disque central globuleux dans les premiers, allongé dans les seconds. Cette phylogénie d'Hæckel est assez conforme dans ses grandes lignes à l'histoire paléontologique du groupe; cependant, dans l'état actuel de nos connaissances, les Crinoïdes sont tout aussi anciens que les Astéries et sont connus depuis l'époque Cambrienne; les Échinides et les Holothuries sont plus jeunes et ne se montrent guère que dans la deuxième moitié des temps primaires.

Les *Arthropodes* ou animaux articulés comprennent des types aquatiques ou *Crustacés* et des types terrestres qui sont les *Insectes*, les *Myriapodes*, les *Araignées*. Les premiers passent tous par une phase larvaire, connue sous le nom de *Nauplius*, caractérisée par une segmentation rudimentaire et dérivant, selon Hæckel, d'un rameau des Vers articulés. Mais cette descendance est tout à fait hypothétique, puisque les plus anciennes couches fossilifères du globe, appartenant à l'étage Précambrien contiennent déjà de véritables Crustacés marins de deux groupes, les Trilobites et les Gigantostracés.

Les Arthropodes à respiration aérienne proviennent aussi, d'après l'auteur, soit d'un autre rameau des Vers articulés, soit d'une bifurcation très ancienne de la branche des Arthropodes aquatiques. Gegenbaur a essayé de montrer l'analogie des branchies-trachées extérieures des larves d'Éphémères et de Libellules avec les branchies dorsales de certains Crustacés et des Annélides ; la formation des trachées internes serait d'acquisition récente. Quoi qu'il en soit, la haute antiquité géologique des Scorpionides qui datent de la période Silurienne reculerait singulièrement l'époque de cette bifurcation hypothétique.

Hæckel arrive enfin aux *Vertébrés*, qui sont, de tous les groupes zoologiques, ceux qui apportent le plus de documents précis à la théorie de la descendance. Ici encore, l'embryologie individuelle joue un rôle démonstratif capital, en nous montrant chez tous les Vertébrés les stades évolutifs essentiellement semblables à partir de l'œuf et conservant une similude d'autant plus prolongée que ces groupes sont plus voisins dans la classification naturelle.

L'origine des Vertébrés se trouve éclaircie, ainsi que l'avait déjà indiqué Darwin, par les découvertes de Kowalevsky sur la ressemblance inattendue de l'embryologie des *Ascidies* et de l'*Amphioxus* ou Vertébré très inférieur dépourvu de crâne. La présence d'une *corde dorsale* et d'un rudiment de moelle chez les embryons des Ascidies permet d'entrevoir parmi le grand groupe des Vers un ancêtre hypothétique commun aux Tuniciers et aux Vertébrés.

Des *Vertébrés acraniens* seraient issues, d'une part, la classe des *Cyclostomes* ou Lamproies, à bouche

circulaire servant de suçoir; de l'autre celle des *Poissons*, pourvus de deux mâchoires et de deux paires de membres. Le groupe des *Sélaciens* comprenant les deux types des Squales et des Raies, à squelette cartilagineux, serait de tous le plus primitif et aurait donné naissance, par bifurcation, d'une part aux *Poissons Ganoïdes et osseux*, de l'autre aux *Amphibiens* en passant par les *Dipneustes* à respiration double, branchiale et pulmonaire. Du groupe des Poissons descendrait aussi le curieux et important groupe fossile des *Halisauriens* nageurs, comprenant les genres Icthyosaure et Plésiosaure, qui ont peuplé les mers des époques Triasique, Jurassique et Crétacée.

Les *Amphibiens* à respiration aérienne chez l'adulte et à membres pentadactyles ont donné naissance aux Vertébrés supérieurs, caractérisés par leur embryon enveloppé d'une membrane amnios. Cette évolution se serait produite par deux branches divergentes, l'une aboutissant aux *Reptiles* et aux *Oiseaux*, l'autre aux *Mammifères*.

Toute cette généalogie des Vertébrés d'Hæckel est loin d'être indiscutable au point de vue paléontologique. Les Sélaciens, très répandus il est vrai dans les temps primaires, ne sont pas les plus anciens Poissons connus et sont précédés dans le Silurien inférieur par les *Ganoïdes cuirassés* ou *Placodermes*. D'autre part aucun paléontologiste ne s'inscrirait sans doute au rattachement direct des Icthyosaures au groupe des Poissons, sous le prétexte assez superficiel de polydactylie. Enfin l'existence d'un double condyle occipital chez les Amphibiens et les Mammifères, opposé au condyle unique des Reptiles,

paraît aujourd'hui avoir perdu beaucoup de l'importance qu'on y attachait autrefois comme preuve de l'origine amphibienne directe des Mammifères.

Mais revenons avec Hæckel à ce dernier groupe, le plus intéressant de tous, puisqu'il contient les êtres les plus élevés en organisation, et en particulier, l'homme. L'auteur considère les Mammifères comme issus d'un groupe d'animaux de l'époque triasique qui ont dû posséder une grande partie des caractères des *Monotrèmes* actels, comprenant l'Échidné et l'Ornithorhynque de la Nouvelle-Hollande. Ces caractères essentiels auraient été : la présence d'un cloaque, vestibule commun des voies digestives et génito-urinaires ; la soudure des deux clavicules en un os en fourchette et l'existence d'un coracoïde bien développé, tous caractères également très anciens ; mais ces Monotrèmes primitifs hypothétiques ont dû posséder des mâchoires dentées au lieu du bec corné des deux uniques descendants australiens actuels de ce groupe.

Les *Marsupiaux* ou Mammifères à bourse, constitueraient un trait d'union entre les Monotrèmes et les Mammifères supérieurs ou *Placentaires*. Ce groupe des Marsupiaux, encore richement représenté en Australie et en Amérique, est cependant en voie de disparition et a dû avoir son apogée vers le milieu des temps secondaires. En tous les cas, il est certain que tous les débris connus de Mammifères de l'époque secondaire appartiennent soit aux Monotrèmes, soit aux Marsupiaux.

Ces diverses hypothèses d'Hæckel sur les relations de ces deux grands groupes de Mammifères sont loin d'êtres certaines paléontologiquement ; il n'est

nullement démontré qu'aucun des Mammifères triasiques ait possédé une organisation monotrème et le plus ancien Mammifère authentique connu, le *Dromathérium sylvestre* du Trias de la Caroline, paraît, au contraire, se rapprocher tout à fait des Marsupiaux. C'est donc bien au delà du Trias qu'il faudrait aller rechercher les ancêtres monotrèmes tout à fait problématiques de ce dernier groupe.

Quant aux mammifères supérieurs pourvus d'un placenta, c'est-à-dire à développement intra-utérin complet, Hæckel les fait dériver des mammifères placentaires par une ou plusieurs branches détachées du tronc des Marsupiaux aux débuts des temps tertiaires. Mais le professeur d'Iéna est obligé de reconnaître lui-même que les preuves paléontologiques font défaut pour résoudre cette difficile question. Il étudie donc séparément l'évolution des deux grands groupes de Placentaires :

1° Les *Ongulés*, à placenta diffus et non caduc, groupe ancestral important, aux branches multiples, duquel se seraient détachés plus tard, par suite d'une adaptation spéciale de milieu, les *Cétacés* et les *Édentés*. Hæckel reconnaît fort bien la division fondamentale des Ongulés primitifs en Ongulés à doigts impairs ou *Imparidigités* et en Ongulés à doigts pairs ou *Paridigités* ; mais, on peut le dire d'une manière générale, tous les essais de filiation des familles et des genres sont entièrement erronés.

2° Les *Onguiculés*, pourvus d'un placenta caduc, zoné ou discoïde. Hæckel fait jouer aux *Lémuriens* ou *Prosimiens* le rôle de type ancestral commun d'où seraient issus tous les autres ordres : les Rongeurs, les Cheiroptères, les Insectivores, les Singes,

à l'exception peut-être des Carnassiers et des Proboscidiens, qui proviendraient secondairement, les premiers des Insectivores, les seconds des Rongeurs. Les Lémuriens descendraient eux-mêmes des Sarigues ou Marsupiaux à doigts préhensiles. Toutes ces vues généalogiques sont extrêmement superficielles et on peut même l'affirmer, tout à fait inexactes, au moins pour la plupart d'entre elles.

Hæckel arrive enfin, dans un chapitre demeuré célèbre, à s'occuper de l'ordre des Singes et tout particulièrement de la série des ancêtres de l'Homme, considéré comme le terme le plus élevé de cet ordre. La caractéristique de cet essai de phylogénie humaine consiste dans le nombre peu élevé d'étapes zoologiques qui conduisent de la Monère primitive à l'homme.

Les vingt-deux stades de l'évolution humaine seraient les suivants :

1° Un stade originel de *Monère*, c'est-à-dire de protoplasma sans noyau ni membrane cellulaire.

2° Un stade d'*Amibe* ou de cellule simple à noyau, revêtue d'une membrane ; cet état correspond à l'œuf.

3° Un stade d'Amibe composée ou *Synamibe*, représenté actuellement par l'amas de cellules résultant de la segmentation de l'œuf humain ou forme *Morula*.

4° Un stade *Planéade* analogue aux larves ciliées des Invertébrés et de l'*Amphioxus*.

5° Un stade *Gastréade* où l'embryon se creuse d'une cavité comme la *Gastrula* des Invertébrés inférieurs.

6° Un stade analogue à celui des *Vers Turbellariés* actuels, c'est-à-dire à forme allongée et sans cavité générale du corps.

7° Un stade *Scolécide* différent du précédent par la présence d'un liquide sanguin et d'une cavité splanchnique.

8° Un stade de *Versacciforme* se rapprochant des Tuniciers actuels et présentant comme la larve des Ascidies un rudiment de moelle épinière et de corde dorsale.

9° Un stade de *Vertébré acranien*, dont l'*Amphioxus* actuel peut nous donner une idée approchée.

10° Un stade *Monorhinien* analogue au type Lamproie, avec un crâne rudimentaire, dépourvu de mâchoires.

11° Un stade *Sélacien*, très analogue aux Squales inférieurs actuels ; la division des narines et l'apparition d'un squelette des mâchoires et de deux paires de membres le différencie du stade précédent.

12° Un stade *Dipneuste*, premier type à respiration pulmonaire, marquant un premier pas vers les Amphibiens. Le *Lepidosiren* actuel peut nous en donner une idée approximative.

13° Un stade *Sozobranche* avec poumons et branchies persistantes comme chez l'Axolotl actuel ; ce type est important par la première apparition de la division des extrémités en cinq doigts.

14° Un stade *Sozoure*, amphibies, perdant les branchies à l'état adulte, mais conservant la queue comme nos Salamandres et nos Tritons.

15° Un stade *Protamniote*, caractérisé par la disparition des branchies et le développement d'une membrane amniotique. Ce type, entièrement hypothétique, est justifié par les nombreux caractères

communs des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères.

16° Un stade *Promammalien*, type inconnu, sans doute voisin de l'Ornithorhynque et de l'Échidné actuels, mais pourvu de mâchoires dentées.

17° Un stade *Marsupial*, supérieur au précédent par la division du cloaque, la formation des mamelons et la réduction des clavicules. Les Sarigues actuelles peuvent nous en donner une idée.

18° Un stade *Prosimien*, analogue aux Lémuriens à pattes courtes, tels que les Makis ; ils se distinguent des précédents par le développement d'un placenta et par la perte de la poche marsupiale et des os marsupiaux destinés à la soutenir.

19° Un stade *Monocerque*, analogue aux Singes à longue queue de l'Ancien Continent, tels que les Semnopithèques ; ces formes naquirent des Prosimiens par la transformation de la denture et le changement des griffes en ongles.

20° Un stade *Anthropoïde* issu du précédent par la perte de la queue, d'une partie des poils et par le développement du crâne. Aucun des grands Anthropoïdes actuels ne représente exactement ce type disparu.

21° Un stade *Homme-Singe* ne différant guère de l'Homme que par l'absence de la parole ; il provient des Anthropoïdes par une accoutumance à la station verticale, et la différenciation des pieds et des mains.

22° Ce stade mène directement au stade *Humain*.

Si l'on soumet ces vingt-deux stades de la généalogie humaine d'Hæckel, au contrôle de la paléontologie, on doit constater tout d'abord que les neuf

premiers stades nous sont tout à fait inconnus à l'état fossile. Le dixième stade ou Monorhinien est peut-être représenté par de petits organes dentaires isolés, les *Conodontes* du Silurien inférieur de Russie, mais à cette même époque, nous connaissons déjà de véritables Poissons ganoïdes Placodermes dans le calcaire de Canyon-City (Colorado).

Aucun fait paléontologique n'autorise à considérer le onzième stade ou Sélacien comme ayant donné naissance au stade Dipneuste, ce dernier étant déjà nettement caractérisé dès le Dévonien inférieur par les genres *Coccosteus* et *Dipterus*.

Le quatorzième stade ou Triton s'observe, il est vrai, dans les petits Labyrinthodontes du Houiller et du Permien, mais il est déjà accompagné de types Reptiliens d'une organisation élevée.

Hæckel, arrivé au quinzième stade, se trouve en présence du difficile problème de l'origine première du type Mammifère. Il le résout en imaginant de toutes pièces deux types hypothétiques et sans analogies dans le monde vivant ni dans les animaux fossiles, les Protamniotes et les Promammaliens. Ces types sont destinés à combler l'énorme lacune qui sépare les Mammifères inférieurs ou Monotrèmes des Amphibiens salamandriformes auxquels l'auteur prétend les rattacher en s'appuyant à peu près sur le seul caractère d'un double condyle occipital opposé au condyle occipital unique des Reptiles et des Oiseaux. Les tendances récentes des paléontologistes, qui orientent l'origine des Mammifères plutôt vers le groupe des Reptiles Anomodontes, sont tout à fait contraires à cette manière de voir purement théorique qui ne paraît

plus rencontrer aujourd'hui un seul défenseur.

Arrivant aux Mammifères, Hæckel se trouve, en apparence du moins, sur un terrain plus solide, c'est-à-dire en possession de documents géologiques plus nombreux. Peu de paléontologistes se refuseront sans doute à admettre que les Mammifères primitifs ont dû passer par les stades Monotrème et Marsupial avant d'atteindre le stade placentaire ; cette idée se trouve d'accord avec le fait que tous les Mammifères connus des temps secondaires paraissent bien appartenir à ces deux premiers groupes ; mais il faut bien avouer que, malgré ce qui a pu être écrit sur les caractères *submarsupiaux* des Carnassiers Créodontes du Tertiaire inférieur, les types de passage entre Marsupiaux et Placentaires, ou si l'on veut plus simplement, les types primitifs des placentaires nous sont encore tout à fait inconnus.

A la base des ancêtres placentaires de l'Homme, Hæckel place le stade Prosimien ou Lémurien ; cette idée n'est pas dépourvue de vraisemblance, car on connaît, en effet, des Primates inférieurs dès le Tertiaire le plus ancien de l'Amérique et de l'Europe. Mais jusqu'à quel degré ces Primates anciens ressemblaient-ils aux Lémuriens ? C'est un point sur lequel nous sommes très loin d'être fixés. Nous le sommes moins encore sur le passage admis par Hæckel du stade Prosimien au stade Catarhinien, c'est-à-dire aux Singes inférieurs de l'Ancien Continent. Pour le moment, on doit avouer, en restant dans la limite des documents connus, que l'origine exacte de l'ordre des Singes nous échappe entièrement. Toutes les hypothèses qui ont été faites, en

dehors de celle d'Hæckel, notamment par Filhol et Gaudry, sur le rattachement des Singes aux Suidés sont tout aussi superficielles et encore plus inexactes. Enfin le point de bifurcation du groupe des Anthropoïdes est encore à découvrir au delà du Miocène. Seule l'hypothèse du rattachement de l'Homme aux Anthropoïdes a trouvé dans la découverte du *Pithecanthropus* de Java une donnée plus positive et plus admissible.

Nous nous sommes étendus un peu longuement sur l'*Histoire de la création*, d'Édouard Hæckel, parce que la publication de ce livre, en 1867, marque une double date dans le développement historique de l'idée d'évolution. Elle caractérise, d'une part, le triomphe général et comme une sorte de retentissante apothéose de la doctrine transformiste ; mais, en même temps, elle fixe le début et, jusqu'à un certain point, la raison d'être d'une crise de prudence à l'égard des exagérations de cette doctrine. Nous avons montré dans les pages précédentes, la faiblesse presque générale des arguments paléontologiques invoqués par Hæckel dans tous les chapitres de son ouvrage, et l'écroulement définitif de la plupart de ses hypothèses les plus fondamentales. Beaucoup d'excellents naturalistes, en France surtout, ne purent s'empêcher, avec Milne-Edwards, Gervais, de Lacaze-Duthiers et tant d'autres, d'être choqués de ces tendances par trop imaginatives de l'école évolutionniste et de demeurer attachés à la méthode plus patiente, mais plus sûre, de l'observation stricte des faits. D'ailleurs, les échappées de philosophie sociale qui percent presque à toutes les pages de l'œuvre d'Hæckel étaient bien faites aussi,

en accentuant l'allure combative de ce livre, pour éloigner plutôt de l'évolution les naturalistes qui cherchent, sans parti pris, dans l'étude de la nature, des raisons d'ordre positif avant de se rallier aux hypothèses même les plus séduisantes.

LIVRE III

LES IDÉES D'ÉVOLUTION EN PALÉONTOLOGIE

A partir de la date d'apparition des travaux d'Hæckel, c'est-à-dire environ à partir de l'année 1870, l'éclosion des travaux zoologiques fondés sur la théorie transformiste devient tellement abondante qu'il nous serait difficile de suivre, même de loin, les progrès et les perfectionnements de la doctrine évolutioniste dans les différents domaines de l'embryologie, de l'anatomie comparée, de la morphologie et de la classification du règne animal vivant. Devant cette invasion débordante des faits et des théories, nous serons forcés d'abandonner à peu près entièrement le côté zoologique de la question pour nous cantonner dans l'étude des animaux fossiles et dans l'examen des travaux les plus importants auxquels ces êtres ont donné lieu à la lumière de l'hypothèse de la descendance. Nous laisserons de côté les travaux de détail, pour ne retenir que les œuvres générales, où l'on peut suivre plus aisément l'éclosion des idées directrices et l'exposé des principes en matière de paléontologie philosophique.

CHAPITRE IX

Melchior Neumayr. Die Stamme des Thierreichs

(*Les Rameaux du Règne animal*).

Liaison de la Zoologie et de la Paléontologie. — Variation des types actuels. — Les séries de formes. — Les mutations. — Les types de passage. — Les lacunes de la Paléontologie.

L'année 1889 a vu paraître une œuvre de tout premier ordre, due à l'un des esprits les plus brillants de la paléontologie moderne : *Melchior Neumayr*, dont le nom doit rester intimement associé à celui de l'illustre géologue *Édouard Suess* dans le rayonnement universel de l'école géologique autrichienne à la fin du XIXe siècle.

L'ouvrage de Neumayr est, à vrai dire, un Traité de paléontologie mais un traité philosophique, le premier dans lequel l'histoire des êtres fossiles soit présentée à l'aide d'une méthode qui essaie de suivre dans le temps l'évolution de chacun des groupes étudiés. Le décès prématuré du savant viennois a malheureusement arrêté l'œuvre au premier volume consacré aux animaux les plus inférieurs jusqu'aux Brachiopodes. Mais la longue et magistrale *Introduction* par laquelle débute le livre est un lumineux

exposé des principes philosophiques qui ont guidé l'auteur dans ses belles recherches de Paléontologie transformiste.

Neumayr établit avant tout la liaison inséparable de la paléontologie et de la zoologie; l'étude des animaux fossiles est seulement plus délicate parce que seules les parties dures : os, dents, coquilles, ont été conservées dans l'acte de la fossilisation; les animaux entièrement mous n'ont laissé en général aucune trace de leur présence. De plus, l'érosion des dépôts littoraux a trop souvent fait disparaître l'ensemble des êtres qui habitaient les rivages des anciennes mers, faunes justement plus riches et plus variées que les faunes d'eau profonde. Aussi l'inventaire des animaux fossiles est-il peu avancé, comparé à celui des êtres vivants; pour l'une des périodes géologiques qu'il connaissait le mieux, la grande période urassique, Neumayr estime le nombre probable des espèces à 750.000 dont nous ne connaissons guère encore que 10.000, soit une proportion de deux pour cent. Le paléontologiste doit donc s'attendre à de nombreuses lacunes lorsqu'il essaye de reconstituer les séries des formes disparues. Nous retrouvons là, on le voit, mais avec des faits plus précis, le plaidoyer de Darwin sur l'insuffisance des documents paléontologiques.

Aussi l'auteur consacre-t-il une bonne partie de son introduction à l'étude du transformisme considéré dans la nature actuelle. La question la plus importante, et qui domine toutes les autres en matière d'évolution, est celle de la *variabilité de l'espèce*, point de départ constant de toutes les théories transformistes depuis Lamarck. Dans les formes vivantes,

cette variabilité est loin d'être générale, ce qui explique la croyance de beaucoup de naturalistes de haute valeur à la fixité des formes spécifiques. Mais il existe, dans le monde actuel, un certain nombre de groupes qui, par contre, montrent une tendance à la variation jusqu'à l'infini. Tels sont, par exemple, parmi les Mollusques continentaux, les *Melanopsis* du bassin méditerranéen; leurs formes sont reliées les unes aux autres par des passages tellement nombreux que la distinction de l'espèce manque de base précise; les uns ont distribué ces coquilles en trois genres et une quantité d'espèces, les autres réunissent toutes ces formes en une ou deux espèces tout au plus.

Tels sont encore les *Helix* du groupe *Iberus* très répandus en Sicile; leurs variations sont considérables et les types extrêmes, représentés par une forme haute et globuleuse et par une forme très surbaissée et carénée, sont très dissemblables. Chaque variété est spéciale à un district limité; mais lorsqu'il s'agit de deux cantons voisins, on observe des formes de passage habitant la zone intermédiaire; l'ensemble du groupe sicilien, forme ainsi une série continue. Que par une cause quelconque, certaines des zones intermédiaires viennent à se dépeupler, la série se scinderait en groupes très distincts, dont le rattachement les uns aux autres deviendrait impossible à démontrer.

Les *Achatinelles* des îles Havaï nous ont montré récemment un phénomène de *dissociation* de cette nature. Le groupe est spécial à l'archipel des Sandwich, où on y a distingué plus de 200 espèces. La grande île d'Havaï n'en nourrit que six espèces, tan-

dis que l'île d'Oahu, qui est six fois plus petite, en contient un très grand nombre. Chaque espèce est rigoureusement cantonnée dans l'un des ravins boisés qui sillonnent cette île; presque chaque ravin possède son espèce et les espèces se ressemblent d'autant plus entre elles que l'on a affaire à des ravins plus rapprochés. Entre les espèces d'une même île, il existe des formes de passage presque insensibles, passages qui font défaut lorsqu'il s'agit d'espèces appartenant à des îles différentes. Or, des circonstances toutes récentes ont déterminé l'extinction complète d'un grand nombre des espèces d'Oahu, de telle sorte que l'ancienne continuité de ces formes est aujourd'hui rompue. A l'heure actuelle les Achatinelles de l'île d'Oahu ne sont plus représentées que par un petit nombre d'espèces, très distinctes les unes des autres, sans aucune forme de passage, comme s'ils s'agissait d'espèces appartenant à des îles séparées. On a pu ainsi par hasard surprendre sur le vif un procédé naturel de *dissociation des espèces* par extinction des variétés intermédiaires. Ceci nous permet de comprendre que des types aujourd'hui nettement distincts et séparés peuvent n'être que des *survivants* d'une série autrefois continue.

Mais quelles causes ont pu entraîner la variation de cette série primitive? Pour Neumayr, cette variabilité est intimement liée à l'habitat, c'est-à-dire aux changements qui se produisent dans les conditions d'existence de l'animal. Il en trouve, à la suite de Darwin, des exemples très remarquables dans les changements de faune qui se produisent dans les îles isolées au sein des grands Océans. Ces îles, en

général d'origine volcanique ou récifale et par conséquent de formation assez récente, n'ont pu être peuplées que par voie de migration ; si l'on fait abstraction des espèces actuelles journellement apportées par les courants, les vents ou les pattes des oiseaux, il reste dans chacune de ces îles une faune spéciale, composée d'espèces distinctes, mais présentant encore d'incontestables analogies avec celles des continents voisins, d'où ces formes sont parvenues à une époque plus ou moins ancienne. Ainsi s'expliquent les analogies de la faune des Açores avec l'Europe méridionale, de la faune des îles Gallapagos avec l'Amérique, de la faune des îles Havaï avec l'Australie et la Polynésie, de la faune de Sainte-Hélène avec l'Afrique tropicale, etc. Ces faunes régénérées par un long séjour dans des milieux restreints et peu favorables, sont destinées en général à succomber devant les animaux et les plantes plus vigoureux de la faune actuelle, importés par l'homme ou par les phénomènes naturels.

C'est aussi en modifiant à son gré les conditions extérieures ou intérieures de l'animal que l'homme est parvenu à créer parmi les races domestiques ces étranges variétés si magistralement étudiées par Darwin.

Ces faits de modification et de séparation des types spécifiques par voie d'isolement ou au contraire de migrations auront nécessairement une influence d'autant plus grande qu'on pourra les observer pendant des périodes plus longues. Il est donc naturel de s'attendre à voir ces causes de variation jouer un rôle capital, si au lieu de se contenter d'en observer les effets à l'époque actuelle, on remonte au loin dans les temps géologiques.

Malgré l'importance des lacunes qui séparent souvent les formes d'animaux fossiles, et qui constituent parfois un obstacle insurmontable à la perception des rapports de continuité qui ont dû relier ces formes entre elles, on peut heureusement choisir, de même qu'on l'a vu plus haut pour les formes vivantes, quelques groupes spéciaux qui se prêtent mieux que les autres à la reconstruction de *séries continues,* ou séries de formes (*Formenreihe*), suivant l'expression de Neumayr. Il faut avoir affaire, pour obtenir ce résultat, à un très grand nombre d'individus recueillis dans une série de couches se succédant régulièrement sans lacunes et dans des conditions de dépôt analogues. Les premiers paléontologistes qui aient suivi cette voie sont d'une part Hilgendorf dans son travail mémorable sur les variation du *Planorbis multiformis* des couches d'eau douce de Steinheim; d'autre part Waagen dans son étude sur la série des Ammonites du groupe de l'*Ammonites subradiatus.* Le nombre des *séries de formes* que l'on a pu jusqu'ici reconstituer est plus limité qu'on ne pourrait le penser *a priori.* Cependant, pour les temps primaires, certains groupes de Brachiopodes, de Polypiers et de Crinoïdes, nous montrent des séries de variations graduelles. Dans les temps secondaires, on peut citer parmi les meilleurs exemples les coquilles des Ammonites, quelques genres de Lamellibranches : Pholadomyes, Inocérames, Halobies, les Brachiopodes et aussi quelques genres d'Oursins. Mais c'est l'époque Tertiaire qui se prête le mieux à ce genre de recherches, grâce à l'abondance des fossiles et à leur excellent état de conservation. Longtemps avant le livre de Darwin,

Moritz Hörnes avait parfaitement montré, sans aucune préoccupation théorique, les variations graduelles des coquilles du groupe *Cancellaria cancellata* depuis le type miocène du bassin de Vienne jusqu'à la forme vivante de la Méditerranée. Mais la série généalogique la plus frappante de toutes nous est fournie par les études de Neumayr et Paul sur les Paludines des couches d'eau douce *levantines* du bassin du Danube. Les Paludines ou *Vivipara* sont des Mollusques d'eau douce qui habitent en grand nombre nos lacs et nos rivières; leur coquille a la forme d'une spire assez allongée et à tours convexes, dépourvue de tout ornement. Dans les couches lacustres pliocènes de la Slavonie, on trouve, à la base de la série, des Paludines à tours lisses analogues à nos types actuels; en s'élevant dans des couches un peu plus jeunes, les tours de spire des Paludines s'aplatissent, puis se creusent d'un méplat médian, avec tendance à la formation d'une carène de plus en plus saillante à la partie supérieure de chaque tour; ensuite une deuxième carène apparaît à la base du tour de spire; enfin chacune de ces carènes devient crénelée et se hérisse de tubercules de plus en plus distincts, dans les couches supérieures de la formation. Fait étrange et peu expliqué, des tendances semblables à la formation de carènes et de tubercules se manifestent dans le même étage Levantin, chez d'autres Mollusques d'eau douce appartenant à des familles très diverses, les *Melanopsis*, les *Néritines*, les *Unios*, par exemple. Mais quelle qu'en soit la cause, on peut établir chez ces divers genres de Mollusques des séries généalogiques continues, dont l'évidence s'impose à l'observateur.

Il est très curieux de constater que des variations presque semblables se montrent dans les Paludines actuelles qui habitent la province du Yunnan : la *Paludina Margeriana* du lac de Tali-Fou présente des formes lisses et des formes carénées tout à fait comparables au groupe de *Paludina Neumayri-Hornesi* du pliocène du Danube.

Il y a lieu de faire toutefois une distinction importante entre les variations qui se produisent à la fois dans une même époque — qu'il s'agisse de l'époque actuelle ou des périodes anciennes — et les variations que subit un même type dans une série d'époques successives, en rapport dans ce dernier cas avec des causes agissantes échelonnées dans le temps. Waagen a proposé de réserver aux premières le nom de *variétés*, tandis que les variations d'ordre chronologique recevraient le nom de *mutations*. Chaque mutation peut être accompagnée d'un cortège de variétés, mais ces dernières ont une valeur moindre que les premières et les formes extrêmes qui en résultent sont moins différentes que celles qui proviennent de variations chronologiques. C'est ce que l'on peut constater en comparant les variétés de Paludines qui se rencontrent dans une même couche de l'étage Levantin avec les mutations extrêmes qui représentent l'évolution générale du groupe. C'est aussi ce que nous montre l'étude de la ligne de suture des Ammonites du genre *Phylloceras*.

Les mutations ont encore ce caractère spécial qu'elles se produisent toujours dans le même sens, sans oscillations ni retours en arrière; il n'est pas d'exemple d'une seule *série de formes* qui ait repro-

duit au bout de son évolution le type originel; si l'un des caractères de ce type se retrouve parfois dans des séries dites *régressives*, les nouveaux types se distinguent toujours des types primitifs par des traits spéciaux faciles à reconnaître.

L'extrême rareté des séries réellement continues a amené quelques naturalistes à supposer que, dans beaucoup de cas au moins, le passage d'une forme à une autre, ou d'une série de mutations à une autre série de mutations avait dû se faire par *sauts brusques*. Peut-être aussi doit-on penser que le développement des séries a été caractérisé par de courtes périodes de changements rapides séparées par des périodes plus longues de constance relative. Mais la variation lente et graduelle des espèces n'en reste pas moins établie par toute une série de preuves certaines.

Si maintenant nous voulons pousser plus loin le problème des grandes transformations intervenues dans les temps géologiques, nous ne trouverons plus de preuves aussi immédiates que celles que nous avons signalées dans le domaine étroit de la formation des espèces, grâce aux *séries de formes* naturelles et aux expérimentations sur les races domestiques. La paléontologie ne nous montre nulle part une série de types de passage entre des groupes éloignés, comme le serait par exemple une série allant des Protistes aux Mammifères; nous devrons ici nous contenter de conclusions par analogies et de preuves par vraisemblances, qui d'ailleurs ne nous feront pas défaut dans des groupes très divers d'animaux fossiles.

Un premier coup d'œil d'ensemble sur la succession des faunes fossiles montre une continuité très

favorable à l'hypothèse de la descendance. Si, partant du monde actuel, nous nous enfonçons dans des couches de plus en plus anciennes, nous verrons s'accentuer aussi de plus en plus les différences avec les formes vivantes; d'autre part, les faunes de deux étages se ressemblent d'autant plus que l'on a affaire à deux époques plus rapprochées. Dans les formations les plus anciennes, la population animale est presque spéciale : le rôle principal est tenu par des classes et des ordres aujourd'hui éteints, tels les Tétracoralliaires, les Graptolithes, les Cystidés, les Blastoïdes, les Trilobites, les Euryptéridés, etc.; par contre on n'y constate point la présence des groupes très importants du monde actuel, les Amphibiens, les Reptiles, les Oiseaux, les Mammifères; quelques rares genres de cette époque sont parvenus jusqu'à nous, mais point une seule espèce. A mesure qu'on s'élève dans la série des terrains, ces éléments étrangers diminuent et disparaissent, remplacés par des genres et des espèces de plus en semblables aux nôtres. Il semble impossible d'expliquer, en dehors de l'hypothèse de la descendance, cette régularité progressive du développement des êtres dans la direction du monde actuel. Pourtant, si nous essayons d'établir une liaison génétique directe entre ces organismes du monde ancien et l'ensemble de notre monde vivant, nous n'aboutissons qu'à des vraisemblances, car déjà dès les temps les plus lointains, tels que l'époque Cambrienne on constate la présence de tous les grands types fondamentaux du Règne animal, à l'exception des Vertébrés. Des classes, des ordres et même quelques genres communs avec la nature vivante y sont représentés par

des types déjà très spécialisés, qui nous empêchent de pousser plus loin dans cette voie.

Forcés ainsi de renoncer à une étude d'ensemble de l'évolution, nous serons amenés à nous contenter des documents fournis par quelques groupes particuliers, par exemple les Mammifères, les Ammonites, les Échinides, qui nous donnent soit des *séries de formes continues*, mais relativement courtes, soit des séries plus étendues, dont quelques-uns des chaînons seulement sont reliés entre eux par des passages graduels, mais dont l'ensemble se modifie dans la même direction. Ces *séries intermittentes* nous montrent la voie par laquelle les animaux des temps anciens ont évolué vers les types de la nature actuelle.

Comme exemple à l'appui de ses idées théoriques, Neumayr cite la série classique de la ligne ancestrale du Cheval. Ce dernier représente au point de vue de la réduction du nombre des doigts, qui est seulement de un, le troisième — accompagné de deux stylets osseux représentant les restes des quatrième et cinquième doigts — le terme extrême d'une série dont les types primitifs ont dû avoir cinq doigts comme tous les autres Vertébrés supérieurs. On connaît depuis longtemps dans le Tertiaire un certain nombre d'animaux grâce auxquels on peut suivre pas à pas les étapes successives de cette réduction du nombre des doigts : le *Paleotherium* avec ses trois doigts presque égaux et portant à terre ; l'*Anchitherium* avec son doigt médian très développé et ses deux doigts latéraux réduits et ne touchant plus le sol ; par une réduction encore plus marquée des doigts latéraux, l'*Hipparion* nous conduit au Cheval actuel. Ces modifications du pied sont corrélatives d'autres modifications

du membre postérieur, de la dentition et de la forme du crâne. Plus récemment, le paléontologiste américain Marsh nous a fait connaître, dans les territoires de l'Ouest des États-Unis, une autre série d'ancêtres du Cheval, que l'on peut remonter en arrière plus loin que la série européenne, jusqu'aux types primitifs, pentadactyles. Chose étrange, les précurseurs du Cheval en Amérique sont différents de ceux de l'Ancien Monde et on en a tiré la conclusion singulière que deux séries d'animaux fossiles, entièrement différentes à leur début, ont tendu de plus en plus à se rapprocher jusqu'à se confondre dans un descendant commun; cette *convergence* de deux rameaux distincts est, à vrai dire, très peu vraisemblable. Il vaut mieux admettre, que lorsqu'on a affaire à de semblables *séries de formes intermittentes*, il devient impossible de préciser parmi la série des formes ancestrales éventuelles, celle qui est le véritable point de départ du rameau. Supposons par exemple que l'évolution de la série chevaline continue à se produire toujours dans le même sens; elle aboutirait dans quelques millions d'années à un animal qui aura perdu toute trace des doigts latéraux, encore présents à l'état rudimentaire dans le Cheval moderne. Les paléontologistes de l'époque pourront établir l'existence d'un ancêtre qui aura eu à peu près les caractères de notre Cheval, mais sans pouvoir déterminer si c'est le Cheval, l'Ane, le Zèbre ou le Couagga qui ont été le précurseur véritable de ce nouveau type[1].

1. La généalogie chevaline s'explique mieux par des migrations intermittentes et discontinues des types américains dans l'Ancien Monde.

En dehors de la considération des *séries de formes*, on doit attacher une grande importance à certains types éteints qui se placent entre deux groupes zoologiques aujourd'hui entièrement distincts et établissant un lien entre ces groupes. Nul exemple n'est plus décisif que celui de l'*Archæopteryx*, cet Oiseau du calcaire lithographique de Solenhofen; son bec garni de dents implantées dans des alvéoles, sa queue formée d'une longue série de vertèbres allongées, ses ailes portant à leur extrémité des doigts libres pourvus de griffes, la présence de côtes ventrales, la disposition des os des phalanges, constituent un ensemble de caractères reptiliens qui permettent de faire dériver sans hésitation la classe des Oiseaux du tronc des Reptiles. Nous connaissons, dès maintenant, un certain nombre de ces *chaînons* entre des ordres et même entre des classes aujourd'hui tout à fait distinctes, par exemple entre les Amphibiens et les Reptiles, entre les Cystidés d'une part, de l'autre part les Blastoïdes, les Crinoïdes et les Echinides. Ces types de passage nous montrent la voie par laquelle s'est fait le développement de la vie; mais nous ne devons pas oublier que le nombre en est excessivement restreint et que *la majeure partie des types fondamentaux du règne animal se présentent à nous sans aucun lien au point de vue paléontologique.*

Cette absence de formes de passage doit-elle être interprétée comme une objection décisive à la théorie darwinienne? Neumayr ne le pense pas, et il s'attache à donner de ces lacunes des explications plausibles dans divers cas. Ainsi, nous ne connaissons pas le type primitif du grand groupe des Vertébrés;

mais ce type a dû être encore inférieur au plus simple des Poissons, tel par exemple l'*Amphioxus* actuel; un animal ainsi dépourvu de toute partie dure n'a pu naturellement être conservé dans les couches géologiques. S'il s'agit du passage entre les Poissons et les Amphibiens, nous devons nous attendre à des types dont le squelette était très peu ossifié; nous ne pouvons donc guère retrouver que les dents, dont l'importance est faible pour établir le lien recherché. Enfin, tout comme Darwin, Neumayr se réfugie derrière l'insuffisance des découvertes paléontologiques et attend d'un hasard heureux la mise à jour des types qui permettraient de combler ces grandes lacunes.

Reste, il est vrai, la *méthode embryologique*, dont Hæckel a précisé la formule en disant : « que le développement individuel est une répétition raccourcie du développement ancestral ». Cette intéressante loi trouve, en paléontologie, quelques heureuses applications, en particulier dans le groupe des Ammonites et dans celui des Vertébrés; mais elle demande à être maniée avec la plus extrême prudence.

Quoi qu'il en soit, il est certain que dès les couches fossilifères les plus anciennes, tous les types fondamentaux du règne animal existaient déjà à l'exception des Vertébrés. Il est d'ailleurs vraisemblable qu'il a existé des faunes encore plus anciennes dont toutes les espèces ont disparu par suite du métamorphisme des couches correspondantes. Pour ces faunes réellement primitives, la nuit est complète et tout indique que le voile ne sera jamais levé.

Comme on peut en juger par ce résumé substantiel des idées de Neumayr, cet éminent naturaliste procède résolument de l'école darwinienne et accepte la théorie transformiste comme la plus vraisemblable et même comme permettant seule une explication rationnelle de l'ensemble des faits observés en paléontologie aussi bien que dans la nature vivante. Nous lui devons d'avoir étayé l'hypothèse de la descendance par des faits et des preuves paléontologiques qui faisaient défaut ou se présentaient sous une forme très superficielle dans les travaux des fondateurs du transformisme ; il faut, en particulier, lui reconnaître, pour la plus large part, le mérite d'avoir mis en lumière, et illustré par de précieux exemples, les *séries de formes* montrant la variation des types spécifiques à travers les âges ; ces séries sont encore, à l'heure actuelle, le plus solide argument de l'hypothèse de la descendance. Mais nous avons pu admirer aussi, à plusieurs reprises, la prudente réserve, l'esprit de critique et même le scepticisme raisonné de Neumayr, lorsqu'il s'agit de remonter aux causes et de préciser les lois de l'évolution paléontologique. Sans doute, il lui paraît, dès maintenant, possible d'entrevoir l'ensemble du monde animé comme le résultat de la transformation graduelle d'organismes primitifs extrêmement simples. Ces formes successives sont dues vraisemblablement à l'accumulation de variations individuelles d'après des lois purement mécaniques. Mais de ces lois, nous ne connaissons encore qu'une faible partie ; nous ignorons toujours, malgré les hypothèses de Lamarck, de Darwin et de beaucoup d'autres transformistes, les causes véritables des

variations individuelles ; nous ne pouvons expliquer ni l'origine ni les relations réciproques des grands groupes d'animaux fossiles et le problème de l'apparition de la vie restera toujours, sans doute, en dehors des limites de notre champ d'étude.

CHAPITRE X

L'évolution des Vertébrés : Edouard Cope.

Le néo-Lamarckisme. — La variation des genres et des familles. — Les mécomptes de la méthode embryologique. — Évolution progressive et régressive. — La loi d'augmentation de taille. — La ligne générale d'évolution des Vertébrés.

Les travaux de Neumayr avaient porté essentiellement sur les animaux invertébrés ; malgré sa vaste érudition qui lui avait permis souvent d'éclairer ses idées théoriques par des exemples empruntés au grand groupe des Vertébrés, le savant viennois ne s'était hasardé sur ce terrain qu'avec une assez grande prudence. Mais la théorie de la descendance avait trouvé, de bonne heure, pour ce qui touche aux animaux supérieurs, un défenseur ardent, on peut même dire passionné, dans l'éminent anatomiste et paléontologiste américain, *Edouard Cope*.

Esprit éminemment philosophique, apte à saisir et à mettre en lumière les rapports anatomiques les plus délicats des êtres vivants et fossiles, Cope se révèle à nous comme un esprit audacieux, ne reculant devant aucune hypothèse nouvelle ou inattendue. Au point de vue de la hardiesse, parfois un peu ris-

quée, des conceptions théoriques, le savant américain se rapproche de l'école de Hæckel, dont il possède aussi la tendance manifeste à s'égarer assez souvent dans le domaine psychique, moral ou métaphysique. Mais Cope se montre très supérieur au transformiste allemand par la précision des documents qu'il apporte à l'appui de ses hypothèses, grâce à ses connaissances approfondies de l'anatomie comparée des Vertébrés inférieurs et grâce, surtout, à l'appoint considérable que venaient de lui fournir ses admirables découvertes de Vertébrés fossiles dans les terres encore presque inexplorées de l'Ouest américain. Nous allons essayer de dégager de l'œuvre immense et très originale de Cope les principes de philosophie transformiste épars dans ses innombrables Mémoires, dont les plus intéressants, à ce point de vue, portent les titres de : l'*Origine des genres*, 1868; *Méthode de création des formes organiques*, 1871; *Revue de la doctrine moderne de l'évolution*, 1880; l'*Évolution des Vertébrés*, *progressive et rétrogressive*, 1884; l'*Origine du plus apte*, 1897; les *Facteurs primitifs de l'évolution organique*, 1896.

Cope fut de très bonne heure un transformiste convaincu. Dès 1868, à l'âge de vingt-huit ans, il écrivait un intéressant mémoire sur l'origine et la variation des genres. Par sa tendance à attribuer une part prépondérante dans les changements de structure des êtres à l'influence de la volonté consciente ou inconsciente, et par conséquent aux habitudes, il se rapproche beaucoup de l'école française de Lamarck et a mérité d'être appelé le chef du *Néo-Lamarckisme*. Tout en admettant les vues de Darwin, c'est-à-dire la lutte pour la vie et pour la

reproduction comme une cause capable d'expliquer la *survivance du plus apte* et l'extinction des espèces moins bien adaptées pour le maintien de l'équilibre vis-à-vis du milieu ambiant, Cope se refuse — et non sans raison — à admettre la sélection darwinienne comme une *véritable cause* productrice de formes nouvelles : *la survivance du plus apte n'est pas l'origine du plus apte.*

La variation des êtres se produit dans l'espèce, mais aussi dans le genre, et même dans la famille. Cope en cite de nombreux exemples empruntés à la fois aux êtres vivants et aux animaux fossiles. Parmi les premiers, il insiste sur les caractères de passage graduel des familles de *Batraciens* les unes aux autres par adjonction progressive d'un caractère nouveau qui se surajoute, dans le développement embryologique, aux caractères de la famille précédente ; ainsi, la famille la plus inférieure, les *Bufoniformes*, possède une ceinture scapulaire mobile (sternum embryonnaire) et pas de dents ; la famille suivante, les *Arcifères*, a la même ceinture scapulaire que les Crapauds, mais possède en plus des dents ; enfin la famille des *Raniformes* ou Grenouilles possède à la fois une ceinture scapulaire fixe (sternum complet) et des dents. Il est évident qu'un perfectionnement léger de la ceinture scapulaire d'un Arcifère en ferait un Raniforme ; l'apparition de dents chez un Bufoniforme en ferait un Arcifère. Les changements des espèces, des genres ou des familles, se présentent donc comme des additions, mais aussi parfois comme des soustractions de caractères dans l'histoire embryogénique de la génération modifiée.

L'histoire paléontologique des Camélidés nous offre un autre exemple frappant des mêmes faits. L'action des temps géologiques a agi sur ce groupe : 1° par la consolidation progressive des os de la patte en un os unique, le *canon;* 2° par la réduction des incisives et des prémolaires. Or, l'état fætal du Chameau actuel nous montre un os canon divisé comme chez le *Pæbrotherium* et, d'autre part, des dents incisives comme chez le *Protolabis;* de très jeunes Chameaux actuels ont la prémolaire additionnelle d'un *Pliauchenia*, rarement conservée chez le Chameau adulte.

Cela revient, à peu de chose près, à la loi d'Hæckel relative au parallélisme du développement embryologique et du développement paléontologique des êtres. Mais Cope s'élève avec vigueur contre une application trop exclusive de cette loi et en appelle, avec juste raison, au contrôle obligatoire des documents paléontologiques.

La raison de cette défiance vis-à-vis des indications fournies par le développement embryonnaire tient à une conception philosophique originale, sur laquelle le savant américain ne cesse de revenir et qui est pour ainsi dire son idée directrice dans l'étude des phénomènes d'évolution : c'est que l'évolution a été selon les cas *progressive* ou *régressive*, autrement dit que les modifications de structure se sont produites tantôt par *addition*, tantôt par *soustraction* d'organes ou de parties d'organes. Lorsque nous nous trouvons en présence d'organes rudimentaires, tels que des doigts ou des membres, des nageoires ou des dents, il est souvent difficile de décider s'il s'agit de conditions primitives persistantes,

permettant de considérer ces types comme les formes ancestrales des êtres actuels, ou si au contraire ces réductions d'organes sont le résultat d'une dégénérescence et par conséquent ont une origine relativement moderne. Les êtres qui présentent ces caractères peuvent être, en un mot, ou des ancêtres primitifs ou des descendants dégénérés. Mais que doit-on entendre par dégénérescence? On doit la définir comme une perte de parties sans développement correspondant d'autres parties. A ce point de vue, tous les animaux sont dégénérés en quelques points; par exemple les Mammifères sous le rapport du faible développement de la glande pinéale et de l'os coracoïde. On peut affirmer qu'il y a dégénérescence lorsque la somme des soustractions est plus grande que la somme des additions.

L'embryologie nous fournit souvent des données intéressantes sur la véritable interprétation des organes rudimentaires et des organes disparus et nous indique ainsi les connexions phylogéniques entre les divers êtres. Sans les études embryologiques, nous n'aurions probablement jamais soupçonné que les Tuniciers dérivaient de formes primitives analogues aux Vertébrés. Mais l'embryologie a ses limites, car *les caractères transitoires présentés par l'embryon ne sont qu'un rappel partiel des types de structure traversés par les ancêtres au cours des âges géologiques :* de plus, les caractères des embryons ne sont souvent que des adaptations spéciales aux nécessités de leur vie embryonnaire : tels sont par exemple l'allantoïde et le placenta des Vertébrés. Aussi dans bon nombre de cas la phylogénie ne peut-elle être établie et confirmée que par la découverte des ancêtres

géologiques eux-mêmes. C'est l'observation de séries phylogénétiques réelles qui nous démontre l'existence ou la non-existence de tel type intermédiaire; c'est elle qui nous permet de décider si les structures rudimentaires représentent des organes en voie de naissance ou au contraire résultent d'une dégénérescence d'organes autrefois bien développés.

Cope admet la différence entre les structures *adaptives* et *inadaptives* si brillamment mises en lumière par Kowalevsky. Puis généralisant encore cette conception, il arrive à formuler sous le nom de *doctrine de la non-spécialisation* une loi qui est à ses yeux l'une des plus importantes de l'évolution et comme la pierre de touche de la méthode. Ce point intéressant mérite d'être expliqué. La paléontologie montre que la succession des êtres n'a pas suivi une unique ligne directe; il existe un grand nombre de lignes divergentes dont beaucoup sont éteintes. On a comparé avec raison la vie à un arbre aux branches multiples et ramifiées dont beaucoup n'atteignent pas le sommet. Même pour ceux de ces rameaux que nous pouvons suivre depuis leurs linéaments inférieurs jusqu'à nos jours, il en est un grand nombre qui, dans leur état actuel, sont devenus incapables de donner naissance à des formes plus élevées. Les rameaux ainsi parvenus à une certaine *spécialisation de structure* ne sauraient plus varier dans une direction très différente de celle qu'ils ont déjà prise. Ces types spécialisés ont eu beaucoup moins de chance de survie et ont péri ou sont destinés à périr par suite de changements du milieu. L'évolution des Vertébrés fournit à Cope des exemples très démonstratifs de l'inaptitude des

formes spécialisées. Ainsi les diverses classes des Vertébrés dérivent certainement des Poissons ; mais on ne saurait faire descendre aucun type actuel de nos Poissons osseux trop spécialisés ; pour trouver l'origine des Batraciens, il faut descendre plus bas jusqu'à des formes plus généralisées et plus vieilles, telles que les *Dipneustes*. De même nous ne saurions obtenir les Mammifères d'aucun type de Reptiles actuels, et nous devons remonter jusqu'au Permien pour découvrir leur origine dans les *Théromorphes*; au point de vue des ressemblances prophétiques, ces animaux sont inférieurs aux Reptiles modernes et rappellent quelques-uns des stades jeunes de la classe des Reptiles aussi bien que de celle des Mammifères. Dans le groupe des Mammifères, les Singes ne sauraient descendre des Carnivores ni des Ongulés et réciproquement, et nous ne pouvons que tracer leurs affinités étroites avec les types Bunodontes de l'Éocène inférieur. Enfin les divers groupes d'Ongulés doivent tous être rattachés au groupe peu spécialisé des *Amblypodes*, avec leur cerveau peu développé et leur pied plantigrade à cinq doigts. Il est aisé de comprendre que la généralisation et la plasticité de toutes ces formes est la raison d'être de leurs relations ancestrales.

C'est cette infériorité résultant d'une spécialisation trop avancée qui nous permet de comprendre l'extinction des formes les plus puissantes par leur taille et par leurs armes perfectionnées. Habitués à vivre dans une *luxueuse indolence*, ces grandes bêtes n'ont pu supporter ni la diminution de nourriture ni les autres changements du milieu. C'est un fait bien établi qu'aucun des grands types d'animaux

terrestres n'a pu maintenir longtemps sa suprématie à travers les âges géologiques. *Tous les groupes des Carnivores, des Ongulés et des Quadrumanes que nous connaissons en détail, commencent par des types de petite taille et de chétive puissance.*

Loi féconde, dont la formule précise paraît bien appartenir à Cope et qui sert de véritable fil conducteur aux recherches de la Paléontologie moderne.

Après avoir ainsi tenté de démêler ou de préciser quelques-unes des grandes lois de l'évolution des êtres, Cope fait l'application de ses idées théoriques à la phylogénie des Vertébrés. Les belles découvertes paléontologiques faites en Amérique permettent de déterminer les lignes de descendance précise de plusieurs petits groupes et même d'entrevoir les relations phylogénétiques de quelques-uns des ordres ou des classes de ce grand embranchement du règne animal. D'accord avec ses idées théoriques, Cope s'attache à montrer que l'évolution des Vertébrés a été non seulement progressive, mais plus souvent qu'on ne le croyait, régressive; ce dernier cas est plus fréquent dans les groupes inférieurs que dans les supérieurs.

Laissant de côté les deux groupes inférieurs des *Leptocardes* (*Amphioxus*) et des *Marsipobranches* (Lamproies), qui ne sont pas représentés avec certitude à l'état fossile, le savant américain étudie l'origine et les relations des Poissons, des Batraciens, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères.

Les Mammifères se rattachent aux *Reptiles théromorphes* par l'intermédiaire des *Monotrèmes*. Les Oiseaux, quelques-uns d'entre eux au moins, semblent dériver des Reptiles *Dinosauriens*. Les Reptiles

sous leur forme primitive de *Théromorphes*, descendent des Batraciens rachitomes. Les *Batraciens* sont issus d'une sous-classe de Poissons, les *Dipnoés;* mais la forme primitive réelle nous est inconnue. Les vrais *Poissons* ou *Hyopomates* seraient descendus d'un ordre de Squales, les *Ichthyotomes*, qui possédaient aussi des caractères de Dipneustes, c'est-à-dire une respiration double aérienne et aquatique. L'origine des *Squales* demeure entièrement inconnue ainsi que celle des *Poissons*. Peut-être peut-on admettre avec Dohrn que les Marsipobranches ont acquis par régression leurs caractères actuels. Quant à l'origine des Vertébrés, elle est encore totalement inconnue, Kowalevsky les faisant descendre des Ascidiens et Semper des Annélides.

Nous ne pouvons ici suivre l'illustre paléontologiste américain dans l'étude spéciale de l'évolution de chacun des grands ordres de vertébrés; mais nous ne saurions résister au désir de faire connaître, au moins en résumé, l'un des chapitres les plus curieux et les plus philosophiques de ses travaux, celui qui a trait à la *ligne générale d'évolution des Vertébrés.* Cope analyse et apprécie les changements survenus, au cours du développement de ces animaux, dans le système circulatoire, le système nerveux et la structure ostéologique.

Débutant par un simple tube chez les Leptocardes, le cœur se divise en deux cavités chez les Marsipobranches et les Poissons; en trois cavités chez les Reptiles et les Batraciens, en quatre chez les Oiseaux et les Mammifères. Les arcs aortiques comptent de nombreuses paires chez les Leptocardes; ils se réduisent à sept chez les Marsipobranches, à cinq

chez les Poissons, à quatre ou trois chez les Batraciens, où cesse généralement leur fonction branchiale, à deux et un de chaque côté dans les Reptiles, à un seul du côté droit chez les Oiseaux, et un seul du côté gauche chez les Mammifères. C'est là un *processus ascendant* dans son ensemble ; il correspond à une adaptation de la vie aquatique à la vie aérienne et au passage du type d'animal à sang froid au type d'animal à sang chaud.

Le cerveau et le système nerveux montrent aussi une progression générale évidente.

Quant aux relations successives du squelette dans les divers groupes de Vertébrés, il convient de porter une attention spéciale sur l'ossification de la base du crâne et de la colonne vertébrale, sur l'appareil suspenseur de la mandibule, sur les arcs scapulaire et pelvien, enfin sur les membres.

La persistance du cartilage primitif en quelque point du squelette est, embryologiquement, une *marque d'infériorité*. C'est là la condition dominante chez les Vertébrés les plus inférieurs. Chez les Leptocardes, le crâne est membraneux ; chez les Marsipobranches et beaucoup d'Elasmobranches (Squales), il est cartilagineux ; chez les autres Poissons et les Batraciens, l'axe de la base du crâne est encore cartilagineux, et il faut *arriver jusqu'*aux Reptiles pour voir apparaître le sphénoïde et le présphénoïde osseux caractéristique des Oiseaux et des Mammifères. La colonne vertébrale suit plus ou moins exactement l'histoire de la base du crâne dans ce développement *progressif*.

Il y a aussi progression dans la structure de l'appareil suspenseur de la mandibule. Ici la réduc-

tion graduelle de quatre à zéro du nombre des os de l'arc viscéral mandibulaire a pour effet de raccourcir le bras de levier et d'en augmenter la puissance fonctionnelle. Chez les Poissons, nous comptons un os hyomandibulaire, un symplectique, un carré inférieur et un articulaire. Chez les Batraciens, les Reptiles et les Oiseaux, il ne reste plus que le carré et l'articulaire, qui disparaissent à leur tour chez les Mammifères.

Pour la ceinture scapulaire, on observe que, dans les types inférieurs munis de nageoires, les éléments latéraux de cette ceinture s'unissent en dessous du corps, sans l'intervention d'un élément médian ou sternum qui se montre dans les types à respiration aérienne. Le nombre élevé des segments de l'arc pectoral des Poissons constitue, au point de vue mécanique, une infériorité qui assigne à ce type de structure le rang le plus inférieur. Par contre, la présence chez les Reptiles d'un sternum accompagné d'une clavicule, d'un procoracoïde et d'un coracoïde, donne à ces animaux la première place comme force mécanique. L'absence du coracoïde chez les Batraciens à queue et la perte du coracoïde et du procoracoïde chez les Mammifères constitue un élément de faiblesse. La ligne d'évolution n'est plus ici régulièrement progressive.

L'absence de bassin ou son état rudimentaire placent les Poissons à l'extrême base de la ligne d'évolution. Le développement de l'iléum en avant chez quelques Batraciens et chez les Mammifères peut être comparé avec sa direction en arrière chez les Reptiles et son extension dans les deux sens chez les Oiseaux. Ces conditions sont dérivées

par descendance d'une situation strictement intermédiaire chez les Batraciens et les Reptiles de l'époque permienne. L'extension du bassin en avant doit être regardée comme mécaniquement supérieure à son extension en arrière, car le premier type de structure raccourcit la colonne vertébrale et rapproche le membre antérieur du membre postérieur ; il en résulte que les Mammifères deviennent aptes à se tenir debout sur le sol, alors que les Reptiles rampent sur l'abdomen.

Enfin, pour ce qui a trait à l'arc inférieur du bassin, les Mammifères ont encore l'avantage, grâce à la forte symphyse osseuse médiane réunissant l'ischion et le pubis. Ce caractère, général chez tous les Vertébrés de l'époque permienne, a été perdu par les Reptiles modernes et par les Oiseaux, et réacquis par les Mammifères. La ligne d'évolution, sauf pour les Mammifères, est donc rétrograde dans chaque direction pour les caractères du bassin.

Nous bornerons là ces aperçus sur l'œuvre de Cope, qui suffiront à mettre en lumière l'ingéniosité véritablement merveilleuse de ses vues théoriques, en même temps que sa profonde connaissance de l'anatomie comparée des Vertébrés actuels, unie à une science paléontologique très personnelle, qui s'étend à tous les groupes, depuis les Poissons jusqu'aux Mammifères. Ces brillantes et solides qualités donnent aux travaux du savant américain une place à part et une supériorité incontestable sur toutes les tentatives faites jusqu'à ce jour pour aborder le difficile problème de l'évolution paléontologique des Vertébrés.

CHAPITRE XI

Albert Gaudry. Les Enchaînements du monde animal.

Les Enchaînements du monde animal et la Paléontologie philosophique. — Les progrès du monde animé. — Les stades d'évolution. — La méthode des adaptations fonctionnelles. — Les Enchaînements artificiels.

Presque au même moment où Edouard Cope préludait, tout jeune encore, à la publication de ses admirables travaux sur la paléontologie et l'évolution des Vertébrés, un autre paléontologiste français, Albert Gaudry, s'essayait de son côté dans la même voie. En ce temps, qui répond à peu près au milieu du XIXe siècle, toute l'école des naturalistes français, ou peu s'en faut, était acquise aux théories cuviériennes de la fixité de l'espèce, et répudiait plus ou moins ouvertement l'hypothèse de la descendance. Le mérite de Gaudry fut d'être l'un des premiers, dans notre pays du moins, à adopter la théorie transformiste et à en essayer l'application à l'étude des Mammifères fossiles. Dans un premier ouvrage sur la faune des *Vertébrés miocènes de l'Attique* (1867), Gaudry essaya de montrer que les genres de Mam-

mifères n'étaient pas aussi nettement séparés qu'on le croyait à ce moment, et que certains types nouveaux de la faune de Pikermi constituaient de véritables intermédiaires entre des genres ou même des familles aujourd'hui distinctes.

Un peu plus tard, dans un ouvrage sur les *Animaux fossiles du Mont Luberon* (1875), il voulut montrer que les espèces fossiles de la fin du Miocène avaient éprouvé des variations assez considérables pour justifier la séparation de plusieurs races distinctes caractérisées par la gracilité ou, au contraire, par les formes lourdes des pattes chez les Hipparions; par le rapprochement ou l'écartement des cornes chez les Antilopes du genre Tragocère.

Tous ces travaux et quelques autres n'étaient, pour ainsi dire, que le prélude d'un grand ouvrage synthétique qui parut en trois volumes, de 1878 à 1890, et porte pour titre suggestif : *Les Enchaînements du monde animal.* Enfin, de cet essai d'application de la méthode transformiste aux êtres des temps primaires, secondaires et tertiaires, Gaudry s'efforce de dégager les principes en matière d'évolution des animaux fossiles sous la forme d'un *Essai de Paléontologie philosophique*, paru en 1896.

Ces livres de Gaudry eurent, sur l'orientation transformiste des jeunes générations de naturalistes français, une influence incontestable, due pour une bonne part à la simplicité de l'exposition, à la séduction du style, à la bonhomie voulue de la pensée, à l'effort visible pour être compris de tous, enfin à la richesse et à la beauté de l'illustration. Mais dans

l'ensemble et comparée à l'œuvre scientifique et philosophique sensiblement contemporaine d'Edouard Cope, l'œuvre de Gaudry reste très en arrière de celle du paléontologiste américain pour la hauteur des vues, l'envergure des idées, l'étendue des connaissances, et l'originalité des principes de philosophie transformiste dont les deux savants poursuivaient parallèlement l'application. A vrai dire, on ne saurait découvrir ni dans les *Enchaînements*, ni dans la *Paléontologie philosophique*, une vue théorique véritablement nouvelle en matière d'évolution. L'*unité du plan de la Création*, les *progrès constants du monde animé* depuis l'apparition des premiers êtres jusqu'à la nature actuelle et jusqu'à l'homme « qui en résume toutes les merveilles », tel est le thème général qui domine toute l'œuvre de Gaudry. Mais ne sait-on pas que le principe du *développement progressif* du monde organisé se trouve déjà nettement en germe, nous l'avons vu plus haut, dans les travaux de Georges Cuvier, et qu'il a été exposé dans tous ses détails par Darwin, par Hæckel, par Huxley, et par tant d'autres maîtres de l'école transformiste? Gaudry s'est efforcé toutefois de rajeunir l'idée en en cherchant des preuves multiples parmi les êtres fossiles, soit dans leur *multiplication* générale à la surface du globe, dans leur *différenciation* et leur *accroissement*, soit dans les progrès spéciaux de leur *activité*, de leur *sensibilité*, et de leur *intelligence*. Examinons, à la suite de Gaudry, quelques exemples de ce prétendu progrès des êtres.

Le peuplement du globe par les faunes successives qui en ont pris possession aurait été facilité, selon

Gaudry, « par ce que les premiers arrivés auraient été mieux défendus et moins attaqués que leurs descendants ». C'est ainsi que les Polypiers des temps primaires étaient abrités par des murailles et des tables calcaires épaisses, d'où leur nom de Tabulés; que quelques-uns d'entre eux, tels la Calcéole, fermaient leur orifice par un couvercle ; que beaucoup de Brachiopodes étaient *articulés* avec leurs deux valves fortement engrenées l'une dans l'autre; que plusieurs genres de Céphalopodes possédaient une coquille à ouverture rétrécie et comme grimaçante; que certains Poissons eux-mêmes possédaient une cuirasse de pièces osseuses protégeant la tête, le dos, le ventre et même les bras; que d'autres Poissons, dits Ganoïdes, étaient revêtus d'écailles épaisses, ossifiées, ornées d'un brillant émail, formant une enveloppe impénétrable; enfin que les Vertébrés à respiration aérienne eux-mêmes, les Amphibiens et les Reptiles, avaient un plastron ventral formé aussi d'écailles osseuses.

Par contre, les anciens êtres auraient eu moins d'ennemis :

« Les créatures des temps primaires trouvaient leur salut dans la coquille ou la cuirasse qui les recouvrait; celles de la fin de l'ère Tertiaire et de notre époque cherchent pour la plupart leur salut dans la fuite. »

Toutes ces considérations ont un certain côté de séduction poétique, mais sont pour la plupart, et en fait, des plus contestables. Il existait, en effet, dans les mers les plus anciennes des animaux très peu protégés, des Brachiopodes à coquille cornée par exemple, ce qui n'a nullement empêché quelques-

uns d'entre eux, les Lingules, de survivre jusque dans nos mers actuelles. Nous connaissons aux époques Cambrienne et Silurienne des Polypiers *tubuleux* sans cloisons ni tables calcaires, des Méduses entièrement gélatineuses, des Étoiles de mer presque molles, des Mollusques bivalves à coquille mince et baillante, des Ptéropodes à coquille très fragile, des Gastropodes, comme le *Bellérophon* et le Pleurotomaire, dont la coquille porte une fente sur toute la longueur de la spire, des Céphalopodes comme les Nautiles à chambre d'habitation largement ouverte, des Vers marins qui creusaient comme aujourd'hui leurs trous dans le sable, de grands Crustacés Mérostomes à carapace chitineuse assez mince. Les temps carbonifères nous offrent des Arachnides et des Insectes. Les Poissons cartilagineux et nus, voisins de nos Squales, abondent dans tous les dépôts Primaires et ne nous sont conservés que grâce à leurs dents et aux épines de leurs nageoires. On a des raisons de penser aujourd'hui que des Vertébrés inférieurs entièrement mous, analogues à nos Lamproies, existaient dans la mer Cambrienne. Enfin quelques chétifs Amphibiens de l'époque Permo-carbonifère étaient aussi peu protégés que nos Batraciens. En réalité les animaux nus ou peu protégés ne sont pas rares dans les dépôts géologiques anciens, et s'ils ne sont pas encore plus communs, c'est pour la raison très simple que leur conservation est plus difficile et que la plupart d'entre eux ont disparu sans laisser de traces. On peut même aller plus loin et, faisant un raisonnement inverse de celui de Gaudry, montrer que ces animaux très enfermés, les Cystidés, les Crinoïdes tessellés, les

Poissons cuirassés ont eu une vitalité moins puissante que celle des autres groupes et se sont éteints rapidement pour céder la place à des groupes d'animaux en apparence moins bien défendus contre les attaques de leurs ennemis.

D'autres formes de progrès, admises par Gaudry, ne sont pas plus conformes à l'évidence des faits; par exemple, les progrès de l'organe de la vision. Pourquoi les Trilobites primaires avec leurs grands yeux composés, munis de milliers de petites facettes, auraient-ils été inférieurs à d'autres êtres au point de vue de la perfection de la vue? Pourquoi les gigantesques Phasmidés de l'époque houillère auraient-ils eu une acuité visuelle moins bonne que celle des Insectes actuels? Pour quelle raison les Ichthyosaures avec leurs yeux énormes auraient-ils moins bien percé l'obscurité des eaux marines que nos Cétacés actuels aux yeux si réduits en proportion? Pourquoi l'*Archæopteryx* jurassique aurait-il eu un œil moins perçant que l'œil si étonnamment parfait de nos Oiseaux? L'erreur de raisonnement vient de ce que l'on compare des qualités qui ne sont point comparables: chacun des groupes du règne animal possédait dans les temps géologiques, comme de nos jours, des organes des sens parfaitement adaptés aux milieux dans lesquels il devait en être fait usage: l'*Agnostus* des mers cambriennes était aveugle parce qu'il habitait des mers profondes où la lumière ne pénètre point, comme sont aveugles un grand nombre de types des faunes abyssales actuelles. L'Ichthyosaure ou le Ptérodactyle avaient de grands yeux très parfaits, parce que cet organe leur était indispensable, comme aux Rapaces actuels,

pour atteindre leur proie. Le progrès en tout ceci n'est pas absolu, il est proportionné aux besoins; autrement dit, un organe est parfait lorsqu'il remplit son but avec perfection.

Malgré ces restrictions nécessaires aux idées de Gaudry sur le détail du progrès des êtres, idées empreintes d'un sentimentalisme exagéré et parfois même un peu naïf, on ne saurait nier que dans l'ensemble l'évolution paléontologique ne représente un perfectionnement graduel depuis l'époque primaire jusqu'à nos jours. Nous aurons toutefois à revenir sur ce point et à montrer que les découvertes récentes, en reculant de plus en plus dans le temps l'apparition première des groupes les plus élevés de la série animale, tendent à atténuer peu à peu l'évidence de ce principe et à en supprimer une à une les preuves réputées jusqu'ici les plus démonstratives.

Une autre idée philosophique qui revient à chaque instant dans les travaux de Gaudry a trait aux *stades d'évolution* des animaux fossiles et à l'usage que l'on peut faire de ces stades pour la détermination de l'âge des couches qui contiennent les débris de ces êtres. Ce point de vue n'est en somme qu'une sorte de corollaire direct de l'idée du progrès continu des êtres.

« Si la paléontologie nous fait assister à une évolution régulière du monde animé, il est évident que le stade de développement des fossiles doit correspondre à leur âge géologique; nous comprenons alors pourquoi tels fossiles se rencontrent à tels niveaux. Les géologues qui nous apportent des os de Vertébrés pour que nous leur disions l'âge du terrain

d'où ils proviennent, savent que notre premier soin n'est pas de regarder s'ils appartiennent à quelques-unes des nombreuses espèces déjà connues, mais nous cherchons à quel stade d'évolution ils se trouvent, parce que les stades d'évolution, qui marquent les changements de l'organisation, marquent en même temps les principales divisions des temps géologiques. Voici deux gisements différents : je constate que dans l'un les animaux indiquent un état d'évolution moins avancé que dans l'autre ; j'en conclus que le premier est d'une époque plus ancienne. »

Pour préciser cette méthode, Gaudry expose une série d'exemples parmi lesquels nous ferons un choix : les Échinodermes ont été au début fixés par une tige au sol sous-marin et, plus tard, ils sont devenus libres ; dans ce même groupe, la boîte calcaire qui les enferme a été d'abord formée de pièces sans ordre dans les Cystidés du Silurien, puis disposées en rangées nombreuses dans les Oursins dévoniens et carbonifères, enfin en rangées réduites au nombre de vingt dans les Oursins secondaires et actuels. Ces stades d'orientation et de réduction des pièces du test des Échinodermes permettent de reconnaitre chacune de ces époques.

Les Céphalopodes enfermés dans une coquille, comme le Nautile ou l'Orthocère, caractérisent les temps primaires ; dans les temps secondaires, on trouve un mélange de coquilles enveloppantes comme celle des Ammonites et de coquilles internes ou non enveloppantes comme dans les Bélemnites. Enfin les Céphalopodes nus, tels que les Poulpes et les Seiches, dominent presque exclusivement dans les

temps tertiaires. Le degré de complication de la ligne de suture qui separe les chambres d'habitation successives de ces mêmes Céphalopodes, offre des stades d'évolution précieux : dans les temps primaires dominent les Nautilidés avec des lignes de suture ou *cloisons* simples ou peu sinueuses ; plus tard sont venues les Ammonites aux cloisons d'abord simplement denticulées, puis de plus en plus compliquées et découpées ; enfin, sur la fin de leur règne, plusieurs Ammonites, « *comme fatiguées de leur luxuriant épanouissement* », n'ont plus eu la force de s'enrouler et ont formé des cloisons moins compliquées. Le premier stade est de l'époque primaire ; le second stade est jurassique et le troisième crétacé.

L'évolution des Poissons osseux nous offre, selon Gaudry, des stades remarquables. Au début, il y a des terrains où l'on ne trouve pas de restes de Poissons ; c'est le commencement du Primaire. Un peu plus tard, à l'époque Dévonienne, on observe des Poissons dépourvus de colonne vertébrale, ou du moins chez lesquels cette colonne est molle et formée de tissu embryonnaire. Un peu plus haut encore, à la fin du Primaire, les Poissons ont une colonne vertébrale incomplètement ossifiée ; les arcs des vertèbres sont osseux, les centres ne le sont pas encore. Au commencement du Secondaire, le centre des vertèbres est en partie ossifié ; au milieu du Secondaire, les couches géologiques contiennent à la fois des espèces où le corps des vertèbres n'est pas ossifié, d'autres où il l'est en partie, d'autres enfin où il l'est complètement. Enfin, quand on trouve des terrains où l'ossification des vertèbres est achevée, nous pourrons dire que nous sommes à la fin

des temps secondaires ou à une époque plus récente.

Ce progrès continu de l'ossification du squelette des Poissons serait, d'après Gaudry, corrélatif d'un développement inverse, c'est-à-dire d'une réduction progressive du squelette externe. Chez les premiers Poissons, au milieu des temps Primaires, le corps est couvert de grandes plaques osseuses très dures, qui ont valu à ces animaux le nom de *Placodermes*. Quand nous voyons apparaître des Poissons couverts d'écailles épaisses, osseuses, portant à la surface un émail brillant, et nommés pour cette raison *Ganoïdes*, nous disons que nous sommes à la fin du Primaire ou au début des temps Secondaires. La réunion dans une même couche de Ganoïdes à écailles osseuses dures, de Ganoïdes à écailles osseuses amincies, enfin de Poissons à écailles molles, caractérisera le milieu du Secondaire. Enfin, s'il n'y a plus que des Poissons à écailles molles, semblables à nos Poissons actuels, nous avons le droit de conclure que ce terrain est de la fin du Secondaire ou d'un âge plus moderne.

Les stades d'évolution des Reptiles donnent des indications analogues. A l'époque primaire, l'ossification de leur squelette est très incomplète : les grands os des membres n'ont pas leurs extrémités bien finies et un épais cartilage représente les têtes de ces os ; de même le centre des vertèbres est formé de segments distincts entourant une partie de la corde dorsale restée à l'état de tissu embryonnaire ; ce sont des quadrupèdes *inachevés*. Un peu plus tard, des types de Reptiles assez voisins des précédents, mais plus grands, ont un squelette entièrement ossifié ; nous sommes dans le Trias.

Mais c'est sans doute dans les Mammifères que ces stades du développement ont été étudiés avec le plus de précision... Le stade *Marsupial*, c'est-à-dire celui dans lequel le développement de l'embryon est en partie extra-utérin, est commun à la plupart des Mammifères du Secondaire d'Europe et d'Amérique. Au début des temps Tertiaires, le stade *placentaire* — à développement intra-utérin complet — commence à se montrer; mais il y a un mélange avec de vrais Marsupiaux et avec d'autres types ayant conservé quelques caractères de ce dernier groupe. Lorsque dans un gisement nous ne rencontrons plus, en Europe, que des Mammifères placentaires, nous sommes à une époque plus récente que l'Oligocène.

L'étude des dents nous offre, chez les Mammifères, d'intéressants caractères d'évolution. Ainsi les prémolaires de plusieurs familles de Pachydermes ont été d'abord triangulaires avant de devenir quadrangulaires par l'adjonction d'une quatrième pointe aux trois précédentes. Cette modification se constate chez les Tapirs, les Rhinocéros, les *Palæotherium*, les Équidés, etc. Le stade triangulaire ou quadrangulaire des prémolaires supérieures nous indiquera donc un âge ancien ou au contraire plus récent.

Ces exemples suffiront sans doute à bien faire comprendre la méthode exposée par Gaudry et appliquée par lui d'une manière plus ou moins heureuse à l'étude d'un certain nombre de groupes d'animaux fossiles. Cette méthode semblera peut-être séduisante à première vue; nous ajouterons même qu'elle est susceptible de rendre quelques services aux paléontologistes en traduisant, en

quelques formules brèves et claires, des *tendances évolutives* propres à tel groupe naturel bien déterminé. Mais elle demande à être maniée avec une prudence extrême, sous peine d'entraîner à l'erreur. L'évolution ne se présente pas, en effet, avec une orientation toujours dirigée dans le même sens pour tous les groupes ; elle est, suivant l'idée si heureusement exprimée par Cope, tantôt progressive et tantôt régressive, sans que rien permette de prévoir d'avance ce changement de direction. Pour nous en tenir aux seuls Mammifères, les exemples abondent de tendances contradictoires. Les arrière-molaires vont en se compliquant de plus en plus chez les Marsupiaux primitifs, chez les Proboscidiens, chez les Suidés, chez plusieurs familles de Carnassiers ; elles se simplifient chez la plupart des Ongulés Éocènes, chez les Cétacés à dents ou Cétodontes. Les prémolaires vont en se compliquant chez les Tapiridés, les Lophiodontidés, les Paléothéridés, les Équidés ; elles se réduisent et se simplifient dans les Cervidés, les Bovidés, et d'une manière générale chez les Ruminants. De structure très simple, à un seul ou à trois denticules au plus chez la plupart des Mammifères du Secondaire ou du début du Tertiaire, les dents acquièrent aux mêmes époques, chez les Multituberculés, le plus haut degré de complication qu'elles aient jamais réalisé. Des contradictions semblables fourmillent dans l'histoire de la paléontologie. Elles nous conduisent scientifiquement à observer une sage réserve à l'égard des déductions brillantes, mais trop souvent trompeuses que l'on peut tirer de l'*état d'évolution* d'un organe ou même d'un groupe d'organes chez les animaux fossiles.

A côté de l'exposé général de ses principes de philosophie transformiste, Gaudry s'est efforcé, soit dans ses monographies spéciales, soit dans son ouvrage sur les *Enchaînements du monde animal*, d'accumuler des preuves multiples du passage graduel d'un genre à un autre genre, d'une famille à une autre famille et même d'un grand groupe à un autre grand groupe souvent fort éloigné. Selon lui, les naturalistes avaient d'abord été frappés des *différences* qui existent entre les êtres et avaient négligé un peu trop les *ressemblances ;* d'où la nécessité, pour les paléontologistes modernes, de s'occuper des *rapprochements*. Ces ressemblances, Gaudry les voit partout et, s'appuyant parfois sur des caractères très superficiels, il en arrive à admettre des parentés étranges faites pour déconcerter un naturaliste. Nous nous bornerons à citer ici les plus extraordinaires de ces rapprochements. La Conulaire des temps Siluriens, avec sa coquille conique analogue à celle de nos Ptéropodes actuels est regardée par Gaudry, en raison de quelques cloisons concaves à l'extrémité de la coquille et malgré l'absence de tout siphon, comme pouvant représenter la forme originaire des Céphalopodes. Les curieux Mollusques de la famille des Chamacés, connus sous le nom de Rudistes, à cause de leur épiderme épais et rugueux, sont considérés comme pouvant avoir des parentés ancestrales avec les Polypiers rugueux à opercule, tels que la Calcéole du Dévonien.

Voyant des Céphalopodes à coquille déroulée à la fois parmi les Nautilidés des temps primaires et parmi les Ammonites des temps secondaires, Gaudry n'hésite pas à faire la supposition, malgré les diffé-

rences les plus fondamentales de structure, que « plusieurs formes de Nautilidés ont donné naissance directement à la forme d'Ammonitidé qui leur correspond ». De même la ressemblance superficielle du phragmocône ou partie cloisonnée de la coquille des Bélemnites avec la coquille cloisonnée des Orthocères des temps primaires, inspire à Gaudry l'idée que ces animaux d'une organisation pourtant si différente, peuvent dériver l'un de l'autre. Enfin, quant à ces curieux Poissons Placodermes du Silurien et du Dévonien si remarquables par leur cuirasse de pièces osseuses, et dépourvus par contre de toute trace apparente de colonne vertébrale ossifiée, Gaudry ne trouve pas extraordinaire de les rapprocher des Crustacés comme ancêtres probables et d'y voir le passage souvent rêvé entre le monde des Invertébrés et celui des Vertébrés.

Ces conceptions sont tellement étranges et elles répondent à des erreurs si fondamentales qu'on pourrait presque y voir de simples paradoxes sans aucun danger pour un lecteur tant soit peu instruit. Mais il n'en est pas malheureusement de même d'un grand nombre d'autres essais de phylogénie du même savant, portant sur des groupes plus restreints, et en particulier sur les Mammifères tertiaires. La compétence spéciale de Gaudry en ces matières et des apparences plus vraisemblables de liens naturels entre les formes étudiées ont répandu dans le monde des naturalistes et même dans l'enseignement public un certain nombre de *filiations* incorrectes, dont l'éclosion nous semble due à un vice de *méthode générale* sur lequel il importe d'attirer l'attention.

Cette méthode presque constamment adoptée par Gaudry, à la suite des remarquables mémoires de Waldemar Kowalevsky, repose sur la considération des *adaptations fonctionnelles*. Elle consiste à étudier, dans une série de genres qui se succèdent plus ou moins exactement dans l'ordre chronologique, les modifications fonctionnelles d'*un seul organe ou d'un seul groupe d'organes*. La nature de ces organes est d'ailleurs variable suivant les groupes étudiés : c'est ainsi que la réduction des doigts latéraux chez les Imparidigités et les Paridigités, la complication des prémolaires chez les Tapiridés, celle des tuberculeuses chez les Ursidés, le développement des os nasaux et des cornes frontale et nasale chez les Rhinocéros, celui des bois chez les Cervidés, ont été pris à tour de rôle comme *fils conducteurs* dans l'établissement des *enchaînements*, auxquels on a attribué la valeur de *séries naturelles*, dont les divers termes seraient apparentés par voie de descendance.

Cette méthode présente certainement les plus grands dangers. Elle entraîne, en effet, à confondre l'*évolution réelle* d'un groupe naturel d'animaux fossiles avec ce qui n'est effectivement que l'*évolution fonctionnelle d'un organe* dans une série de genres appartenant à des rameaux naturels différents, et n'ayant entre eux aucun rapport de parenté direct. Deux exemples devenus classiques de ces séries, que nous considérons comme *artificielles* et inexactes, celle des *Équidés* et celle des *Ursidés*, éclaireront cette démonstration.

La filiation des Équidés a été étudiée parallèlement en Europe par Huxley et Kowalevsky, en

Amérique par Marsh et Cope. Nous n'envisagerons ici que la série européenne : cette série, partant du *Palæotherium* et du *Paloplotherium* aboutirait au Cheval par l'intermédiaire de l'*Anchitherium* et de l'*Hipparion*. Ces genres forment, en effet, une série très remarquable — presque toujours citée comme exemple classique d'évolution — au point de vue de l'atrophie graduelle des deuxième et quatrième doigts et de la prédominance définitive du troisième doigt dans la patte *solipède* du Cheval. Cependant Mme Pavlow, ainsi que MM. Schlosser et Weithofer, ont prouvé que ni le *Palæotherium*, ni l'*Hipparion* — nous ajouterons volontiers ni l'*Anchitherium* — ne sauraient être compris dans la filiation directe du Cheval. Ce sont des rameaux distincts et parallèles, éteints sans laisser de rejetons, et dont les relations hypothétiques ne pourront être retrouvées un jour qu'en remontant à des périodes beaucoup plus anciennes. L'observation géologique établit du reste, d'une manière formelle, qu'il n'existe aucun passage graduel entre ces genres ; le dernier *Palæotherium* était éteint depuis longtemps, *sans se transformer*, lorsqu'est apparu le premier *Anchitherium*, et ce dernier avait à son tour disparu, sans *modification*, avant d'être brusquement remplacé par l'invasion des *Hipparion*. La *prétendue filiation* des Équidés est une apparence trompeuse, qui nous donne seulement le *procédé général* par lequel une patte tridactyle d'Ongulé peut se transformer, dans des groupes divers, en une patte monodactyle, en vue d'une adaptation à la course ; mais elle ne nous éclaire nullement sur l'origine paléontologique des Chevaux.

La filiation des Ours a été l'objet, de la part de

Gaudry et de Boule, d'une étude fondée sur le développement progressif des dents tuberculeuses et la réduction corrélative des prémolaires chez divers types de Carnassiers tertiaires. Cette filiation partirait des *Amphicyon* pour aboutir aux Ours par l'intermédiaire de l'*Hemicyon* du Miocène moyen, des *Hyænarctos* du Miocène supérieur et du Pliocène, et enfin l'*Œluropus* actuel. Cette série, assez bien ordonnée au point de vue spécial de l'augmentation de surface des tuberculeuses, est certainement inexacte en tant que *filiation réelle*. Il suffira, pour le démontrer jusqu'à l'évidence, de constater qu'il existe, dès le Miocène moyen, de petits Carnassiers qui présentent déjà, dans leur structure dentaire et ostéologique, sauf la taille, presque tous les caractères des véritables Ours. M. Schlosser a donné avec raison le nom d'*Ursavus* à ces Ours en miniature qui existent à la fois dans le Miocène moyen et dans le Miocène supérieur. Ces faits laissent prévoir la découverte d'*Ursavus* encore plus minuscules dans le Miocène inférieur et peut-être dans l'Oligocène. Gaudry et Boule ont donc étudié seulement divers degrés d'adaptation des dents tuberculeuses à un régime carnivore chez plusieurs groupes de Carnassiers; ils n'ont certainement pas élucidé l'origine réelle du groupe des Ours.

Il devient maintenant facile, grâce à ces exemples, que l'on pourrait multiplier, de préciser, au point de vue des principes généraux de l'évolution, les genres d'erreur auxquels a donné lieu la méthode employée par Gaudry pour établir ses *Enchaînements* :

1° *Établissement de filiations artificielles*, faisant descendre les uns des autres des genres d'animaux

n'ayant entre eux aucun *lien généalogique réel.* Un critérium formel de ces filiations inexactes est l'*absence totale de formes de passage* entre les genres faussement groupés. Et il ne suffit nullement de plaider, comme on l'a fait souvent depuis Darwin, l'insuffisance des documents paléontologiques. Les formes de passage entre ces genres, non seulement n'existent pas, mais ne *peuvent pas avoir existé*, puisque les faits observés nous démontrent qu'il s'agit de rameaux distincts et parallèles, ayant eu chacun une évolution et une histoire indépendantes.

2° *Durée trop courte attribuée à l'évolution des groupes.* — Cette allure rapide, qui transformerait un *Palæotherium* en un Cheval depuis l'Oligocène, un *Amphicyon* en un Ours depuis le Miocène moyen, ne répond pas à la réalité des faits. On peut démontrer, dès aujourd'hui, que les *rameaux phylétiques naturels* des Mammifères sont extrêmement longs, et se poursuivent parallèlement sans se souder presque jusqu'au début des temps tertiaires, probablement même beaucoup plus loin.

Il nous a paru nécessaire de donner un certain développement à cette discussion des principes philosophiques et des méthodes générales employés par Gaudry dans ses essais d'*Enchaînements du monde animal*, qui ont eu, en France, un très grand retentissement. Parmi ces principes, il en est un certain nombre dont l'exactitude est incontestable, telles les idées, d'ailleurs fort anciennes, du *progrès continu des êtres et du parallélisme entre le développement individuel et l'évolution paléontologique*, ayant pour conséquence le point de vue parfois intéressant d'une chronométrie géologique fondée

sur les *stades d'évolution*. Mais nous avons vu que des erreurs assez graves étaient souvent résultées d'une application trop rigoureuse et un peu hâtive de ces principes, qui demandent à être maniés avec une extrême réserve et en tenant compte du retard ou de l'avance que peuvent présenter certains rameaux par rapport à d'autres dans leur degré d'évolution. Nous devrons porter un jugement plus sévère encore sur des *rapprochements* superficiels et paradoxaux entre des groupes n'ayant rien de commun entre eux et même sur un grand nombre des *enchaînements* signalés par Gaudry à propos des Mammifères tertiaires. Presque toutes ces prétendues *filiations*, construites sur les apparences trompeuses de modifications d'un seul organe par des adaptations fonctionnelles, sont artificielles, inexactes et ne résistent pas au contrôle des connaissances déjà acquises sur l'*évolution réelle* de ces groupes. Malgré ces erreurs trop nombreuses, il faut reconnaître que les ouvrages de philosophie paléontologique de Gaudry ont répandu sur l'histoire de l'évolution des animaux fossiles un certain charme poétique qui rend la lecture de ces livres facile et attrayante et qui a contribué, pour une large part, à la diffusion de la doctrine transformiste dans notre pays.

CHAPITRE XII

Karl vön Zittel. Les incertitudes et les déceptions de l'évolution paléontologique.

Le *Traité de Paléontologie*. — Un cri d'alarme contre les exagérations du Transformisme. — Phylogénie et Ontogénie. — Dangers de la méthode phylogénique. — Appel à la prudence.

La Paléontologie avait fait, au cours du XIXe siècle, des progrès merveilleux. Le flot incessant des découvertes d'animaux fossiles, de tous côtés, dans tous les pays, commençait à rendre difficile, même aux spécialistes, la tâche de se tenir au courant de ces faits nouveaux disséminés dans des mémoires innombrables, écrits dans des langues très diverses. Non seulement le domaine de la Paléontologie s'était ainsi considérablement étendu, mais des voies nouvelles s'étaient ouvertes depuis que l'étude des fossiles n'était plus une simple dépendance de la Géologie, une méthode pratique pour reconnaître l'âge des couches du Globe. A la lumière de l'hypothèse de l'évolution, la Paléontologie avait conquis son indépendance et elle marchait maintenant de pair avec la Biologie vers la découverte de l'histoire du développement des

êtres et des lois générales qui président à ces incessantes transformations.

Admirablement préparé par d'importants travaux spéciaux sur presque tous les groupes d'animaux fossiles, les Radiolaires, les Éponges, les Crinoïdes, les Brachiopodes, les Lamellibranches, les Gastropodes, les Céphalopodes, les Cirrhipèdes, les Poissons, les Reptiles, Zittel forma, dès 1876, l'audacieux projet d'accomplir une revision complète et détaillée des connaissances acquises sur les animaux et les plantes fossiles. Mais cet ouvrage considérable, publié de 1876 à 1893 sous le titre modeste de *Traité de Paléontologie*, ne devait pas être, dans l'esprit de son auteur, un simple travail de compilation ; il s'agissait d'une revision critique sévère, fondée à la fois sur une connaissance approfondie des innombrables mémoires publiés sur les types éteints du règne animal et sur une étude personnelle des familles et des genres : tâche écrasante pour un seul homme, mais plus possible à Zittel qu'à tout autre, grâce à une puissance de travail incomparable, à une érudition approfondie et plus encore à une étude personnelle des riches documents paléontologiques réunis et classés par l'éminent professeur de l'Université de Munich.

L'œuvre fut véritablement et de tous points magistrale. Non seulement tous les genres fossiles jusque là décrits par les paléontologistes de tous pays, furent l'objet d'une délimitation et d'une diagnose nouvelles ; mais encore chaque grand groupe est étudié dans ses rapports d'organisation anatomiques et zoologiques avec les formes représentatives du monde actuel, de manière à donner à

chaque type fossile la place rationnelle qui lui convient dans une classification générale de la série des êtres. Enfin, la haute tendance de philosophie scientifique qui caractérise l'œuvre de Zittel, se traduit encore par un résumé substantiel placé à la fin de l'étude de chaque groupe, résumé dans lequel le savant paléontologiste s'efforce de retracer l'*histoire* du groupe, son origine dans le temps, son évolution dans la série des âges, ses rapports génétiques les plus vraisemblables avec les formes ancestrales et avec les rameaux voisins. Et c'est là qu'éclatent le mieux les qualités maîtresses qui, à nos yeux, donnent à l'œuvre du professeur de Munich un caractère de précision, nous pourrions dire d'honnêteté scientifique vraiment admirables : c'est, d'une part, la hardiesse nécessaire pour ne pas craindre d'aborder de front les problèmes toujours délicats et parfois insolubles que soulève l'évolution paléontologique ; de l'autre, l'esprit critique et la sage réserve qui mettent en garde contre les solutions hâtives ou risquées et ne craignent pas l'aveu d'une ignorance, d'ailleurs provisoire, des données les plus fondamentales de cette évolution.

L'esprit de Zittel était acquis en principe — cela ressort nettement de tous ses travaux — aux idées transformistes. Il ne se refusait point à reconnaître la grande idée de l'unité de plan de la création et à mettre en lumière les faits qui témoignent en faveur des relations génétiques des classes, des ordres, des familles et des genres, lorsque ces relations lui paraissaient ressortir avec netteté de leur succession dans le temps et de leurs caractères morphologiques. Comparer les formes nouvelles avec celles

déjà décrites, étudier leurs rapports génétiques, leur descendance, leur évolution ultérieure, tel est pour lui le but suprême et dernier de la Paléontologie.

Mais ce point de départ théorique une fois admis, il faut faire honneur à Zittel d'avoir l'un des premiers, et avec une compétence incontestée, poussé un *cri d'alarme* contre les fâcheuses exagérations non point de la théorie, mais des théoriciens du transformisme. Ce fut à Zurich, après l'apparition du dernier volume de son *Traité*, que Zittel vint exposer devant le Congrès international de Géologie, avec une clarté et une éloquence saisissantes, les incertitudes et les mécomptes de l'évolution paléontologique. *Phylogénie*, *Ontogénie* et *Systématique*, tel est le titre suggestif de ce mémorable discours dont le retentissement fut si grand dans le monde paléontologique qu'il nous paraît indispensable d'en donner au moins un aperçu.

La théorie de la descendance s'appuie, pour une part assez faible, sur des faits paléontologiques. L'argument le plus solide consiste, ainsi que l'avait déjà dit Neumayr, dans les *séries d'espèces affines* que l'on peut suivre de proche en proche à travers les formations géologiques et qui démontrent au moins la *vraisemblance* d'une descendance phylogénétique. Toutefois ces séries ne forment pas d'habitude une chaîne continue, dont les anneaux se soudent les uns aux autres, mutation à mutation, espèce à espèce ; ce sont des séries plusieurs fois intermittentes, dont les termes se modifient tous dans une direction déterminée et établissent les étapes d'une évolution que couronnent les formes récentes ou actuelles. On a pu décrire de semblables séries plus

ou moins serrées chez les Camélidés, les Suidés, les Ruminants parmi les Mammifères, chez les Crocodiliens parmi les Reptiles, chez les Amiadés et les Physostomes parmi les Poissons.

Les types terminaux de ces séries se distinguent en général des ancêtres par une différenciation plus marquée, qui en fait des êtres plus spécialisés, et pour ainsi dire parachevés. La théorie de la descendance est seule capable de donner une explication rationnelle de ces séries de formes.

De même les ressemblances des faunes de même âge géologique, et la distribution géographique des animaux éteints et actuels apportent des arguments de grande force en faveur de cette théorie.

Mais, malgré tout, nous ne saurions oublier qu'il existe un nombre immense de créatures sans aucun lien intermédiaire et que les rapports des grandes divisions du règne animal ou végétal sont beaucoup moins étroits que la théorie ne l'exigerait. Même l'*Archæopteryx*, dont la découverte sensationnelle établissait une parenté entre les deux classes si distinctes des Oiseaux et des Reptiles, ne comble que très imparfaitement cette lacune et ne nous indique pas le point de bifurcation de ces deux classes. Les liens intermédiaires font défaut entre les Amphibiens et les Reptiles. Les Mammifères sont aussi très isolés, et le large fossé qui les sépare des autres Vertébrés ne peut être contesté par aucun zoologiste ; on ne connaît même pas avec certitude, à l'état fossile, un seul type de Mammifère aussi rapproché des Vertébrés inférieurs que l'est l'Ornithorhynque actuel. Les plus chauds partisans de la théorie de la descendance doivent convenir que les

liens fossiles entre les classes et les ordres des deux règnes sont en nombre véritablement infime.

Il existe, il est vrai, dans l'intérieur des grands groupes, des *séries de formes* qui non seulement démontrent la grande plasticité des êtres, mais nous renseignent encore sur les procédés que ces séries ont pu suivre pour se transformer dans le cours du temps. Mais, même dans cette voie, il est plus facile d'accumuler des probabilités que des certitudes. Les arbres généalogiques que nous pouvons établir en nous appuyant sur la morphologie et sur les séries chronologiques, sont subjectifs du sentiment de chaque observateur.

Un autre groupe de faits a semblé permettre d'établir, par une voie différente, les rapports généalogiques des animaux fossiles. Il s'agit de la *méthode ontogénique*, c'est-à-dire de l'étude des caractères embryonnaires ou plus exactement des caractères de jeunesse qui, transitoires chez les types récents, persisteraient à l'état adulte chez les formes plus anciennes des mêmes groupes naturels. Cette méthode, entrevue d'abord par L. Agassiz, l'un des adversaires les plus acharnés de la théorie de la descendance, a été très en faveur parmi les philosophes du transformisme et a reçu d'Hæckel une formule précise sous le nom de *loi fondamentale biogénétique*. « L'histoire du développement individuel, ou *ontogénie*, n'est qu'une brève récapitulation de la longue histoire paléontologique ou *phylogénie*. » L'embryologie actuelle doit donc, si la loi est exacte, être en mesure de reconstruire, d'une manière au moins approchée, les précurseurs fossiles de chaque groupe, et si ces précurseurs sont suscep-

tibles d'être conservés, on doit les retrouver dans les couches terrestres.

Si l'on consulte la paléontologie, on doit reconnaître que cette hypothèse n'est nullement vérifiée. Il existe bien, çà et là, quelques genres fossiles qui ont conservé toute leur vie certains caractères de jeunesse de leurs descendants vivants ; mais, lorsqu'il s'agit de reconstruire des séries entières chronologiquement continues, on se heurte à de graves contradictions et c'est seulement dans le groupe des Mammifères, et peut-être dans celui des Reptiles, qu'il est possible d'en présenter quelques exemples assez démonstratifs.

C'est ainsi que les Mammifères Éocènes, Oligocènes et en partie aussi Miocènes, peuvent être regardés, jusqu'à un certain point, comme des formes jeunes des types actuels. On peut déterminer, pour la plupart des ordres de Mammifères, un certain nombre de *caractères primitifs* qui correspondent à divers stades de jeunesse des représentants actuels des mêmes groupes. Par contre, ces Mammifères anciens sont privés de quelques-unes des particularités les plus remarquables des types actuels, telles que les bois, les chevilles osseuses des cornes, la soudure de certains os, la réductiondes dents ou de quelques parties du squelette. On peut ainsi, en étudiant avec soin une série de genres voisins, de différents âges géologiques, voir apparaître l'un après l'autre, dans la série du temps, les caractères de différenciation et de spécialisation progressive des types modernes.

Mais ce n'est là encore qu'une base bien fragile et bien incertaine pour la reconstruction des faunes et des flores passées.

L'expérience nous a appris à quelles incertitudes et à quelles erreurs pouvait conduire l'étude des faits paléontologiques par la méthode de l'embryologie. Supposons un zoologiste voulant tenter de reconstruire la série des ancêtres des Crinoïdes d'après l'ontogénie de l'*Antedon.* Les types inférieurs de son arbre devraient être pourvus d'une tige avec un calice sans bras, formé de cinq pièces basales et de cinq pièces orales rapprochées ; puis viendraient des genres dans lesquels le calice se compliquerait par l'adjonction de cinq petites pièces radiales entre les basales et les orales ; ensuite on devrait trouver des formes munies de cinq bras, d'abord courts et simples, ensuite plus longs et ramifiés, etc. Tous les paléontologistes savent combien l'histoire géologique du groupe s'écarte de ce schéma théorique.

Quel zoologiste pouvait prévoir par le développement des Oursins actuels, que le type *Irrégulier*, à symétrie bilatérale, dérivait du type *Régulier* à symétrie rayonnante, et que ce dernier procédait d'ancêtres fossiles du type des Paléchinides, aux multiples rangées de plaques méridiennes ? Dans l'ontogénie des Cœlentérés, rien ne rappelle avec certitude l'existence antérieure des *Cyathophyllidés* et des *Cystiphyllidés.* Aucune observation embryologique n'aurait permis de prévoir les anciens *Graptolithes*, ni les *Stromatopores.* Aucun stade de développement des Brachiopodes actuels ne rappelle les nombreuses formes à supports branchiaux en spirale des Brachiopodes primaires et secondaires.

Il serait facile de multiplier ces exemples. Ils suffiront à montrer quelle faible lumière les recherches

ontogéniques sur les êtres actuels nous apportent sur les êtres des périodes géologiques antérieures. Au point de vue pratique, on peut affirmer que les stades de développement embryonnaire ne se sont pas conservés, et qu'il ne faut pas s'attendre à les rencontrer dans les couches terrestres. Il n'en serait peut-être pas de même s'il s'agissait des stades post-embryonnaires ; mais, chez les Invertébrés au moins, l'attention des naturalistes a été peu attirée dans cette voie.

Malgré ces difficultés, on peut cependant citer, parmi les animaux fossiles, quelques cas de conservation de stades embryonnaires. Les Bélinuridés paléozoïques ressemblent aux jeunes larves des Limules vivantes. La larve Pentacrinoïde de l'*Antedon* est plus voisine de certains Crinoïdes fossiles que ne l'est l'animal adulte. Plusieurs Oursins fossiles gardent en permanence des ambulacres linéaires, un péristome pentangulaire, caractères passagers de jeunesse de leurs descendants actuels. Même dans des groupes entièrement éteints, on peut retracer parfois avec succès des séries de caractères ontogéniques : les belles recherches de Hyatt, Wurtenberger et Branco ont montré que les Ammonites et les Cératites traversent un stade de Goniatite, et que les tours internes de tel genre d'Ammonite reproduisent, à l'état transitoire, la forme, l'ornementation et les lignes de suture possédés, à l'état adulte, par tel autre genre d'une époque géologique antérieure.

Les séries de formes dont les chainons consécutifs concordent avec les stades de jeunesse des types plus récents ne nous offrent pas seulement une

image des progrès du développement d'un groupe considéré. La reconstruction de tels arbres généalogiques forme le desideratum le plus important de la Paléontologie. Mais nous sommes encore bien loin du but. Rien ne montre mieux combien ces généalogies sont arbitraires que l'état peu satisfaisant de nos connaissances sur l'évolution du grand groupe des Ammonites.

Enfin, Zittel termine par un admirable appel à la prudence :

« La théorie de la descendance, dit-il, a introduit des idées nouvelles dans l'histoire naturelle descriptive et lui a assigné un but plus noble. Mais nous ne devons pas oublier qu'*elle n'est encore qu'une théorie*, qui demande à être prouvée. J'ai essayé de montrer quelles preuves intéressantes lui avaient été apportées par les recherches paléontologiques ; mais je ne dois pas non plus cacher les grandes lacunes de nos démonstrations. La science aspire avant tout à la vérité. Plus nous serons convaincus de la fragilité de la base de nos connaissances théoriques, plus nous devrons tendre à les consolider par des faits et des observations nouvelles. »

Sages conseils, que feraient bien de méditer et de suivre les paléontologistes à l'esprit aventureux, enclins à construire, avec une hâte fébrile, des arbres généalogiques sans nombre, dont les troncs pourris, suivant l'expression imagée de Rutimeyer, aussitôt démolis que dressés, jonchent le sol de la forêt et en rendent l'accès plus difficile pour les progrès de l'avenir.

DEUXIÈME PARTIE

LES LOIS PALÉONTOLOGIQUES

DEUXIÈME PARTIE

LES LOIS PALÉONTOLOGIQUES

CHAPITRE XIII

Coup d'œil sur les progrès et l'état actuel de la paléontologie philosophique.

L'apparition du *Traité de Paléontologie* de Zittel marque, à l'aurore du xx[e] siècle, une date mémorable dans l'histoire des progrès de cette science. C'est vraiment là une de ces étapes glorieuses où l'on fait halte un moment pour jeter un coup d'œil en arrière sur la route parcourue, avant de reprendre avec plus d'ardeur la marche en avant pour de nouveaux progrès.

Dans l'aperçu historique qui précède, nous avons assisté, au cours du siècle passé, au début de la science des êtres disparus et à son développement. Nous avons vu se faire jour l'une après l'autre les idées générales et les hypothèses philosophiques destinées les unes à évoluer brillamment, les autres

à retomber dans l'oubli. Avec Georges Cuvier, le véritable fondateur de la science paléontologique, nous avons assisté au triomphe des croyances maintenant abandonnées à la *fixité des espèces* et au *renouvellement intégral des faunes* par les révolutions du globe; mais nous avons vu en même temps apparaître avec une clarté saisissante dans les écrits de l'illustre naturaliste les idées fécondes du *progrès graduel des êtres* et des *changements de faunes par voie de migration.* L'hypothèse philosophiquement peu défendable des *créations successives* a été soutenue avec un réel talent par les disciples de l'école cuviérienne, d'Orbigny, Agassiz, d'Archiac, Barrande, exagérant même et dépassant la pensée du maître. Dans une voie tout opposée, Lamarck et Geoffroy-Saint-Hilaire édifiaient sur des bases purement biologiques, la *doctrine de la descendance*, les transformations des êtres résultant pour Lamarck d'une *adaptation aux besoins physiologiques*, pour Geoffroy de l'*influence directe des milieux ambiants;* ce dernier semait en même temps dans la science le germe de l'*hypothèse de la variation brusque* et de la *théorie du parallélisme entre le développement embryonnaire individuel et l'évolution paléontologique.* Après une éclipse partielle, nous avons vu l'hypothèse transformiste recevoir une nouvelle et définitive impulsion par les ingénieux travaux de l'illustre Darwin, sur les procédés de transformation des êtres vivants par la *sélection artificielle* et la *sélection naturelle*, celle-ci ayant pour cause l'éternel *combat pour la vie* et pour la *reproduction.* Le *Darwinisme*, bien que fort inférieur au *Lamarckisme* au point de vue de l'importance et de l'efficacité réelle des causes

d'évolution, triomphait définitivement de toutes les résistances des derniers partisans de la fixité de l'espèce, grâce à la coopération de défenseurs passionnés de l'hypothèse transformiste, R. Wallace, Huxley, Édouard Hæckel. Ce dernier, sur une *méthode purement embryologique*, s'efforçait de démontrer l'*évolution monophylétique* des deux règnes, et faisait du *parallélisme de l'Ontogénie et de la Phylogénie* la *loi fondamentale biogénétique*. Mais il manquait encore à toutes ces formules théoriques de l'hypothèse transformiste l'appui et le contrôle de l'*évolution réelle*, c'est-à-dire de l'*histoire paléontologique des êtres*. Superficiellement ébauchée par Darwin sur des données de pure zoologie descriptive, puis par Hæckel poussant jusqu'à l'erreur les exagérations de la méthode embryologique, l'*Évolution paléontologique* devenait enfin, dans les trente dernières années du XIXe siècle, un corps de doctrine scientifiquement établi, grâce aux travaux d'une pléiade de spécialistes, tels que Cope, Kowalevsky, Rutimeyer, Gaudry, Waagen, Neumayr, Zittel et beaucoup d'autres paléontologistes plus modernes. Waagen, Neumayr et Zittel montrèrent l'importance des *séries de formes* ou *mutations* patiemment suivies de couche en couche à travers les terrains de l'écorce terrestre. Cope, plus théoricien, faisait revivre une sorte de *néo-lamarckisme* en reportant la plus grande part des faits d'évolution à des actions physiologiques conscientes ou inconscientes. Ses principales formules théoriques sont celles d'une *évolution à la fois progressive et régressive* et de la *loi de non-spécialisation*, c'est-à-dire de l'*arrêt de développement des formes trop spécialisées*.

Gaudry développe avec une évidente exagération la *loi du progrès continu des anciens êtres* à la fois dans leur structure générale et dans le détail de leurs organes, et il s'efforce d'établir les *stades d'évolution* de chaque groupe aux divers moments de sa vie géologique : méthode brillante, sans doute, mais trompeuse, et qui a trop souvent mené ce paléontologiste à l'erreur dans ses tentatives d'*Enchaînements du monde animal*. Enfin Zittel synthétisait avec une admirable précision les faits généraux importants qui, dès la fin du XIX[e] siècle, pouvaient être dégagés de l'amas énorme et grandissant des matériaux paléontologiques et acheminaient lentement notre science vers la découverte de ses principes et de ses lois.

A l'heure où nous sommes parvenus, il serait téméraire d'affirmer que nous connaissons d'une manière satisfaisante la *loi générale* qui a présidé aux incessantes transformations des êtres depuis l'apparition de la vie jusqu'au monde actuel. Ni le mécanisme des adaptations physiologiques, ni celui de l'action directe du milieu, ni moins encore celui de la lutte pour l'existence, ne sont adéquats à fournir une explication rationnelle et complète du grandiose tableau de l'évolution paléontologique. Il existe encore dans cette évolution, sans parler même de l'origine première de la vie, bien des points mystérieux, bien des faits importants dont l'explication nous échappe.

Mais si nous savons nous résoudre à abandonner à l'avenir ce côté théorique général de l'évolution, il nous sera possible en revanche de préciser un certain nombre de *lois de détail*, ou plus exactement de

répétitions fréquentes des mêmes faits, qui, si elles n'ont pas la valeur absolue des grandes lois physiques ou mathématiques, n'en présentent pas moins un intérêt philosophique de premier ordre et projettent dès à présent une vive lumière sur les procédés naturels de transformation des anciens êtres.

Nous nous proposons d'exposer et de discuter dans les chapitres suivants celles d'entre ces *lois paléontologiques* qui nous paraissent les mieux établies.

LIVRE IV

LA VARIATION DE L'ESPÈCE DANS L'ESPACE ET DANS LE TEMPS

La tendance à la variation des espèces a été, depuis l'origine même de l'hypothèse transformiste, le point de départ et la base la plus solide de cette doctrine. Mais il importe de faire tout d'abord une distinction capitale entre la *variation dans l'espace*, c'est-à-dire la variation d'une espèce à un moment donné — qu'il s'agisse de l'époque actuelle ou des temps anciens — et la *variation dans le temps*, c'est-à-dire les changements des espèces dans la série des couches successives de l'écorce terrestre.

CHAPITRE XIV

La Variation dans l'espace à l'époque actuelle.

Exemples de variation d'espèces vivantes. — La variation chez les Mollusques terrestres : groupes de formes, variétés, races locales, modes de variation.

La variabilité des espèces actuelles, déjà bien étudiée par Lamarck, a été surtout mise en lumière par les mémorables observations de Darwin sur les races d'animaux domestiques aussi bien que sur les espèces sauvages. Ce sont là des données classiques sur lesquelles nous ne reviendrons pas. De même nous avons rappelé plus haut les remarquables faits de variation spécifique rapportés par Neumayr dans plusieurs genres de coquilles terrestres, les *Melanopsis* et les *Iberus* des régions méditerranéennes, les *Achatinelles* des îles Sandwich. Sans multiplier à l'infini ces exemples, nous citerons simplement quelques faits choisis parmi les animaux de notre faune européenne : les Lièvres des contrées tempérées du nord et du centre de la France se distinguent constamment des Lièvres du Midi provençal et plus généralement de toutes les contrées méditerranéennes, par une taille plus forte, un poil

plus long et plus fourni, des oreilles longues et poilues, un pelage plus sombre où le gris noir et le blanc dominent sur les teintes rousses. Ces différences sont encore plus accentuées si de la Provence on se transporte en Afrique : les Lièvres algériens ne dépassent guère la moitié de la taille des grands Lièvres d'Europe et sont remarquables par leur teinte générale roux clair; enfin, si on atteint la région saharienne, les Lièvres sont de très petite taille et prennent un pelage de couleur isabelle. D'excellents observateurs n'ont pas hésité à voir parmi ces Lièvres les représentants de plusieurs espèces : le type du Nord garde le nom linnéen de *Lepus timidus*, tandis que la forme du Midi de l'Europe prend celui de *Lepus mediterraneus* et enfin que les Lièvres isabelles de la région désertique reçoivent le nom nouveau de *Lepus isabellinus*. Des distinctions spécifiques analogues ont été faites, et pour des motifs semblables, entre les Renards et les Belettes du Nord et du Midi de l'Europe : elles comportent, on le voit, une large part d'appréciation personnelle : d'autres naturalistes tout aussi consciencieux n'admettent pas ces variations au rang d'espèces et leur attribuent simplement la valeur d'une *race* ou *variété locale*.

Mais c'est dans l'étude des coquilles de Mollusques que s'est exercé surtout le talent d'analyse des naturalistes descripteurs. L'illustre fondateur de la nomenclature binominale, Charles Linné, avait créé des espèces sur une base très large — trop large même, sans doute dans beaucoup de cas. L'*espèce linnéenne* a dû être souvent et à bon droit subdivisée, après une étude plus minutieuse et plus précise des

caractères morphologiques. Mais, poussant jusqu'à des limites extrêmes cette distinction nécessaire des *formes* réalisées par la nature, une certaine école de conchyliologistes représentée en France par Bourguignat et Locard, a poussé la séparation des espèces, on peut dire jusqu'à la pulvérisation. C'est ainsi que dans le seul genre de nos Moules d'eau douce ou *Unio*, Locard a décrit pour la seule faune des rivières et des lacs de France, deux cent vingt-six espèces différentes que l'auteur distingue par des caractères tirés du profil général de la coquille, de son allongement ou de son obliquité, de la position plus ou moins excentrique des sommets, etc. Il faut dire, toutefois, à la décharge de cet observateur patient et habile, que ces multiples espèces ont été groupées en vingt-six sections ayant chacune pour chef de file une espèce facile à reconnaître et admise par la généralité des naturalistes. Dans ces conditions il devient loisible à chacun d'admettre ou de laisser de côté les *formes* ou *sous-espèces* et de s'en tenir aux sections principales reconnues par l'auteur. Mais cette précaution n'a pas toujours été prise par les partisans de la même école et la multiplication des noms spécifiques est devenue dans certaines mains tellement débordante qu'il n'y a plus d'espèce et qu'il ne reste plus que des individus.

Si, reprenant notre exemple des *Unios* de France, nous examinons de plus près l'un des groupes d'espèces décrites par Locard, tel celui de l'*Unio rhomboideus* de Linné, nous pourrons constater que des neuf espèces de ce groupe, trois sont répandues indistinctement dans toutes les rivières de la France et doivent être considérées comme de véritables

variétés ubiquistes de l'espèce type, *Unio rhomboideus*, dotée elle-même d'une dispersion géographique très étendue. Les six autres, au contraire, sont étroitement cantonnées au point de vue géographique : l'*U. moulinsianus* dans le Cher et la Creuse, l'*U. bigorriensis* dans les Pyrénées occidentales, l'*U. astierianus* dans l'étang de Meyranne en Provence, les *U. circulus* et *sphæricus* dans les rivières de Saône-et-Loire, l'*U. Pacomei* dans le Rhône et la Saône près de Lyon. Des remarques semblables pourraient être faites dans la plupart des autres genres de Mollusques de la faune française. Nous arrivons ainsi à une distinction intéressante entre la variation produite sur place et en tous lieux autour d'un type donné et celle qui ne s'observe que dans des régions géographiquement distinctes et souvent entièrement isolées au point de vue des communications. Si nous donnons aux différentes sous-espèces d'un type linnéen le nom général de *formes*, nous pourrons désigner les formes produites sur place sous le nom de *variétés* et nous réserverons aux variations d'ordre géographique le nom de *race locales* ou *régionales*. Tandis que les causes de création des *variétés* nous échappent, on peut le dire, d'une manière complète, nous serons en droit d'attribuer aux causes climatériques et ambiantes, dont l'ensemble est désigné sous le nom d'*habitat*, une part prépondérante dans le déterminisme des *races locales*.

Un ingénieux conchyliologiste français, G. Coutagne, nous semble avoir apporté dans l'étude de la variation des Mollusques terrestres des données précises fort intéressantes. Les coquilles de ces animaux, en particulier celles de l'innombrable famille

des *Hélicidés*, vulgairement Escargots, se prêtent merveilleusement à une étude précise de cette variation, grâce à leur conservation facile, à leur abondance dans un même lieu, enfin surtout à leur faible aptitude à des déplacements même assez légers. Leurs aires de dispersion, ou autrement dit leurs domaines, sont peu étendus et l'étude si importante des limites et de la forme de ces domaines peut se faire facilement. La méthode suivie par Coutagne consiste à recueillir et à étudier *le plus grand nombre possible* de coquilles appartenant à ce qu'il nomme une *colonie*, c'est-à-dire un ensemble d'individus de même type, habitant une même station d'étendue limitée et qui sont assez peu différents pour que le croisement de ces individus entre eux puisse être considéré comme possible et donner des produits féconds. Si l'on trouve, par exemple, sur le même rocher des *Helix alpina* et des *Helix lapicida*, on dira que ces Hélices constituent *deux colonies;* car il ne viendra jamais à l'esprit d'un malacologiste qu'il qu'il puisse y avoir croisement fécond entre ces deux groupes. On peut ainsi apprécier tout d'abord la variation qu'éprouvent les individus étroitement apparentés d'une même colonie.

Mais ensuite il faut comparer entre elles les différentes colonies d'une même espèce provenant de stations plus ou moins lointaines. Coutagne a pu ainsi constater que les différentes colonies avaient souvent chacune une sorte de *physionomie spéciale*, se traduisant par des caractères difficiles parfois à bien définir : couleur de l'épiderme, épaisseur du test, grosseur relative de la coquille, etc. De plus, on observe assez souvent que ces mêmes caractères

se retrouvent dans les autres espèces de la même station, de sorte qu'on peut raisonnablement attribuer leur production à l'influence du milieu. Nous aboutissons, on le voit, par une méthode plus serrée et plus précise, à la distinction déjà indiquée plus haut de variations produites sur place ou *variétés* et de variations à distance ou *races locales*.

Coutagne s'est efforcé de systématiser avec précision les différents *modes* suivant lesquels s'effectuent ces variations des coquilles terrestres. Il observe tout d'abord que certaines espèces, l'*Helix lapicida* par exemple, ont un *polymorphisme presque nul*; sans doute, certains individus sont un peu plus déprimés, d'autres au contraire ont la spire plus élevée : la carène est plus ou moins aiguë, l'ombilic plus ou moins ouvert. Mais toutes ces variations altèrent si peu la physionomie de la coquille, ou si l'on veut les caractères de l'espèce, que les conchyliologistes les plus novices n'hésiteront jamais, dès qu'ils auront vu cette espèce une seule fois, à la reconnaître dans toutes ces variétés si peu différentes les unes des autres.

D'autres espèces sont par contre plus polymorphes. On pourrait presque établir en règle que la variabilité d'une espèce linnéenne, peut se mesurer, en quelque sorte, par le nombre de *formes* qualifiées *espèces*, entre lesquelles elle a été démembrée par les auteurs modernes. Prenons comme exemple une espèce d'un polymorphisme modéré, le *Bulimus detritus*, jolie coquille, très répandue dans le Sud-Est de la France. Les variations de cette espèce peuvent porter :

1° Sur la grandeur de la coquille : modes *major*, *medius*, *minor*;

2° Sur sa forme plus ou moins renflée : modes *inflatus*, *normalis*, *elongatus* ;

3° Sur la couleur blanche, rayée ou cornée : modes *albidus*, *radiatus*, *corneus* ;

4° Sur l'enroulement de la spire : modes *regularis*, *irregularis* ;

5° Sur l'aspect lisse ou rugueux de l'épiderme : modes *lævigatus*, *excoriatus*.

Ces treize *modes*, auxquels on pourrait en ajouter quelques autres, ne se rencontrent pas dans toutes les stations de cette espèce; chaque colonie peut être caractérisée, au contraire, par l'absence, la présence ou la fréquence de tel ou tel mode particulier. Dans l'une, par exemple, tous les individus seront élancés : mode *elongatus* ; dans l'autre ils seront tous très petits : mode *minor* ; souvent il y a combinaison deux à deux, trois à trois, de ces différents modes. Pour le *Bulimus detritus*, la plupart de ces modes se rencontrent çà et là dans diverses stations, sans localisation géographique bien précise : cependant le mode *corneus* est presque spécial à l'Auvergne (*Bulimus corneus*) et l'association des modes *minor*, *elongatus* et *irregularis* caractérise une forme, cantonnée dans le versant oriental du mont Lépine en Savoie, et qui a reçu de Bourguignat le nom de *Bulimus sabaudinus*. Ces deux formes rentrent donc dans la catégorie des *races locales*.

Ce *polymorphisme diffus* s'accentue encore dans d'autres espèces. Dans l'*Helix striata*, qui habite presque toute la France, sauf les montagnes élevées, on distingue très facilement vingt *modes* de variation qui, groupés ensemble peuvent donner un total de 1.458 combinaisons. L'attribution d'un nom spécifi-

que à chacune de ces *nuances* serait donc irrationnelle et ne ferait que gêner l'exposé de faits généraux que la considération des *modes* permet au contraire de dégager : dans les régions siliceuses, les coquilles sont minces : mode *tenuis*; dans les régions calcaires, elles sont épaisses : mode *solidus*. Dans le bassin de Paris, partie septentrionale du domaine de l'espèce, les coquilles sont grosses et le test est mince; dans les régions chaudes et sèches du Midi provençal, les coquilles sont petites, à test épais, le bourrelet interne du péristome grossit et se colore en rose; enfin l'épiderme s'orne de bandes colorées sombres, parfois confluentes : ces deux modes pourraient recevoir les noms de *septentrionalis* et *meridionalis*. Lorsque l'influence du milieu a pour effet de réduire la durée de la période de développement, qu'il s'agisse de la chaleur ou du froid, la spire possède un demi-tour, un tour ou plusieurs tours de moins qu'à l'ordinaire; en même temps, quelques caractères de l'adulte, structure du péristome, déviation de la spire, apparaissent prématurément : mode *prœmaturus*, par opposition à un mode *productus* qui s'observe plus rarement chez des sujets doués d'une vitalité plus grande, ou placés dans des conditions exceptionnellement favorables, sujets qui dépassent en quelque sorte le terme ordinaire de leur croissance. Dans ces divers cas, l'influence de la nature du milieu sur la variation devient tout à fait évidente, grâce à cette méthode qui nous conduit directement à la *nomenclature trinominale*[1], c'est-à-dire à la nécessité de

1. Nous sommes entièrement de l'avis de Contagne sur ce point et nous pensons que l'adoption d'une nomenclature trinominale est le seul moyen d'enrayer le flot montant des prétendues

trois noms : nom du *genre*, nom de l'*espèce*, nom du *mode* de variation pour désigner une coquille : exemple, *Helix striata præmaturus*.

En présence de ce polymorphisme très grand de certaines espèces de coquilles terrestres, existe-t-il un critérium permettant de fixer le point où s'arrête la variation et où commence l'espèce voisine? Est-il possible en un mot de donner une définition précise de l'espèce? Question fort ancienne, souvent débattue et jamais résolue d'une manière définitive. Une définition purement *morphologique* est sujette à erreur parce que le polymorphisme amène parfois entre les sujets de deux bonnes espèces voisines, une *inversion* ou au moins une *égalisation* d'un ou de plusieurs des caractères distinctifs normaux : ainsi un mode ventru de l'*Helix acuta* pourra se rapprocher jusqu'à se confondre avec un mode effilé de l'*Helix ventricosa*. Pour se mettre à l'abri de semblables erreurs, il est nécessaire d'envisager les caractères moyens de chaque colonie plutôt que les caractères individuels de tel ou tel sujet. Mais le naturaliste a encore à sa disposition d'autres méthodes : une méthode *physiologique*, étudiant la réaction spéciale de chaque espèce vis-à-vis des circonstances du milieu ; une *méthode géographique*, si les domaines des deux espèces sont entièrement distincts, ou se dépassent l'un l'autre; enfin et surtout une méthode *mixiologique*, lorsque les deux espèces forment des colonies communes. La délimitation

espèces nouvelles, décrites sans contrôle au hasard du caprice de chacun et qui menacent de transformer l'histoire naturelle descriptive en une véritable tour de Babel où personne ne pourrait plus se comprendre.

s'établit alors par une sorte de *barrière génétique*, due soit à l'impossibilité d'un accouplement croisé, soit à une répulsion instinctive des deux espèces l'une pour l'autre, soit à l'infécondité du croisement: l'observation nous montre dans ce cas l'absence complète de formes intermédiaires dans les colonies communes; tel est le cas pour les *Helix acuta* et *ventricosa*. Pour d'autres espèces, il est vrai, par exemple pour les *Helix hortensis* et *nemoralis*, si voisines l'une de l'autre à tant d'égards, on observe en quelques rares stations un certain nombre d'intermédiaires vraisemblablement hybrides; mais le très petit nombre même de ces croisements est l'indice d'une véritable barrière généalogique entre les deux espèces. Par l'application raisonnée de ces divers critériums, il a paru toujours possible à Coutagne de distinguer les colonies des diverses espèces et les différentes espèces d'une même station, en un mot de séparer les espèces voisines, à la condition toutefois de ne pas tenir compte de ces innombrables fausses espèces décrites par les auteurs modernes sur de simples variations morphologiques insignifiantes, souvent même individuelles, qui apportent dans la systématique des coquilles terrestres une confusion presque inextricable.

Les faits que Coutagne a si bien observés dans cette étude philosophique de la variation des Mollusques terrestres, pourraient être répétés pour tous les autres groupes d'animaux actuels. Il est parfaitement exact que, malgré le polymorphisme de certains types, les limites des *grandes espèces* restent toujours assez faciles à démontrer.

Nous avons rappelé plus haut les races régionales

du Lièvre commun, *Lepus timidus*, depuis les contrés tempérées du centre de l'Europe jusqu'au Sahara; ces diverses races ne sont incontestablement que des variations climatériques d'une seule espèce; ces variations n'affectent en effet que les caractères extérieurs de la taille et du pelage et laissent intacts les caractères plus profonds et plus intimes, comme ceux de la dentition. Mais vers la limite septentrionale de son domaine, le *Lepus timidus* se trouve en contact avec un autre Lièvre d'habitat plus septentrional, le *Lepus variabilis*, dont l'aspect extérieur n'est pas très différent : il a seulement les oreilles un peu plus courtes et son pelage, gris et noir en été comme celui du Lièvre commun, devient entièrement blanc en hiver, s'adaptant ainsi à la couleur des contrées neigeuses qu'il fréquente. Mais si l'on compare la dentition, on observe que la première molaire supérieure possède une forme différente chez ces deux Lièvres : arrondie en dedans chez le *Lepus timidus*, elle présente au même point, chez le *Lepus variabilis*, un sillon profond bordé par deux arêtes d'émail; en outre, l'échancrure palatine de l'espèce du Nord est plus large et ne se rétrécit pas en arrière comme dans le Lièvre ordinaire. Ces caractères d'ordre plus profond que ceux du pelage permettront toujours de distinguer les deux espèces. Même dans les contrées du Nord de l'Europe, en Écosse, en Suède, en Russie, où leurs aires de dispersion viennent en contact et se pénètrent réciproquement, il n'y a jamais mélange, ni forme de passage, ce qui démontre l'existence d'une barrière mixiologique entre les deux espèces.

La faune de nos Mammifères et de nos Oiseaux

d'Europe nous offrirait des exemples sans nombre de cette absence de formes de passage entre deux ou plusieurs espèces voisines, vivant ensemble dans les mêmes lieux. Tout le monde sait que les bandes de Corneilles qui s'abattent sur nos contrées pendant l'hiver, comprennent, à côté de la Corneille noire qui est la plus abondante, une autre Corneille ornée d'une sorte de manteau gris blanc sur les ailes, la Corneille mantelée, espèce dont le domaine véritable est plus oriental. Ces deux espèces font partie des mêmes bandes, prennent part aux mêmes migrations hivernales, mais ne se mêlent pas génétiquement : on ne voit point de formes de transition entre la Corneille noire et la Corneille mantelée. Dans nos pays vivent côte à côte, sans jamais se confondre ni s'hybrider, deux Moineaux : le Moineau domestique et le Friquet ; deux Mésanges très voisines, la grande et la petite Charbonnière ; deux Roitelets presque semblables, les *Regulus cristatus* et *ignicapillus*, etc., etc. Si l'on éprouve parfois quelques difficultés superficielles pour distinguer les espèces de certains genres très homotypes, les Pouillots, les Mouettes, les Hirondelles de mer par exemple, un examen approfondi de certains caractères, la longueur relative des plumes de l'aile, la couleur des yeux, la disposition des écailles des pattes, etc., permettront à un ornithologiste exercé de ne pas commettre d'erreur en déterminant ces espèces.

En résumé, l'observation nous montre que, dans la nature actuelle, certaines espèces varient très peu, tandis que d'autres sont sujettes à un polymorphisme plus ou moins grand, parfois même excessif. C'est ce maximum de variation observé dans un

très petit nombre de groupes qui a toujours servi d'argument principal aux défenseurs de l'hypothèse transformiste pour démontrer la variabilité de l'espèce : nous avons vu Neumayr appliquer avec succès cette considération à quelques types de Mollusques terrestres, les *Melanopsis*, les *Iberus*, les *Achatinelles*. Analysées de très près, *presque toutes les espèces vivantes* peuvent être subdivisées en un certain nombre de *formes*, ou si l'on veut de *sous-espèces*, que certains nomenclateurs se sont malheureusement avisés de séparer sous des noms distincts, ne laissant plus reconnaître les liens naturels avec l'espèce mère. De ces *formes*, orientées suivant certains *modes* définis de variation, les unes se produisent *sur place*, c'est-à-dire un peu partout et dans les mêmes stations que l'espèce type, ce sont des *variétés;* les autres sont localisées dans certaines régions et offrent encore plus d'intérêt que les précédentes, parce qu'on doit y voir le résultat de l'action spéciale des milieux ambiants : ce sont les *races locales* ou *régionales*. Mais il importe de ne pas perdre de vue que ces *groupes de formes* — qui constituent peut-être le groupement le plus réel et le plus frappant de toute la classification naturelle — se rattachent à une *espèce type*, plus largement conçue et délimitée, et jouant pour ainsi dire le rôle de centre de rayonnement de toutes ces formes. Ces *grandes espèces*, désignées sous le nom, pas toujours exact, d'*espèces linnéennes*, passent-elles des unes aux autres par gradation comme on l'a souvent soutenu? Dans la nature vivante, l'observation permet de répondre qu'il n'en est rien : *les espèces actuelles*, à part quelques rares cas d'hybridation, *ne sont pas reliées les unes aux*

autres par des passages insensibles. C'est là un fait capital qui n'avait pas manqué de frapper Darwin, et que cet éminent observateur avait cherché à expliquer par des hypothèses sur l'extinction des formes intermédiaires. Quelque ingénieuses que puissent être ces hypothèses, elles ne doivent pas nous faire oublier le grand fait d'observation, qui est général chez les animaux actuels.

CHAPITRE XV

La variation dans l'espace aux temps géologiques.

Exemples de variation : les *Nasses* du Piémont; les *Ammonites* de Crussol. — Races régionales aux époques Cambrienne, Liasique et Pliocène. — Conclusions.

Si de la nature actuelle, nous remontons dans les temps géologiques, dans le but d'y étudier la *variation des espèces fossiles dans l'espace*, c'est-à-dire à chacune des époques de la vie du globe, nous aurons à faire, mais avec moins de facilité, des observations tout à fait analogues à celles qui précèdent. La nature n'a pas varié ses procédés, quelque ancienne que puisse être l'époque que l'on envisage. Deux exemples, empruntés l'un aux temps Tertiaires, l'autre aux temps Secondaires, vont nous permettre de fixer nos idées à cet égard.

Dans le bassin tertiaire du Piémont, un habile paléontologiste, Bellardi, a décrit et figuré avec soin les Gastropodes miocènes et pliocènes de la vallée du Pô et de l'Apennin ligure. Le genre *Nassa* est particulièrement riche en formes variées dans ce bassin et Bellardi n'en a pas fait connaître moins de

trois-cent seize espèces ou variétés, dont plus des trois quarts sont considérées comme nouvelles et reçoivent pour la plupart un nom spécifique. Mais il s'agit là d'une nombreuse série d'étages superposés et à faune distincte. Limitons notre analyse à deux de ces faunes : celle des grès verts serpentineux des collines de Turin ou étage Helvétien, et celle des argiles bleues du Tortonais ou étage Tortonien : la première comprend 120, la seconde 122 espèces ou variétés. Mais il est facile de voir en examinant les planches, et grâce au soin que l'auteur a pris de figurer côte à côte ses espèces par sections ou groupes d'affinités naturelles, qu'il ne s'agit point là de véritables espèces, indépendantes au point de vue des rapports génétiques, mais de simples *formes* qui passent par transitions ménagées des unes aux autres lorsqu'il s'agit d'un même groupe, mais qui restent séparées par un hiatus important des formes du groupe voisin. Un naturaliste, moins scrupuleux que Bellardi de l'art de la nuance, pourrait réduire aisément et sans doute avec avantage le nombre des espèces de Nasses à une vingtaine pour l'Helvétien et à une trentaine au plus pour le Tortonien, avec de nombreuses *variétés*. Sans doute nous devons savoir gré à Bellardi de nous avoir fait connaître, par de bonnes figures, toutes ces nombreuses variétés de Nasses trouvées dans le Piémont; nous pouvons ainsi nous faire une idée plus précise des limites de variation de chaque espèce. Mais le travail eût été plus intéressant et plus philosophique si l'auteur avait réduit les espèces au nombre strictement nécessaire et pour mieux dire au *nombre réel*, en groupant autour de chaque *grande espèce* un certain nombre de variétés, qu'il

eût pu désigner par le troisième nom d'une nomenclature trinominale.

Pour les temps Jurassiques, un éminent géologue lyonnais, F. Fontannes, a décrit avec un soin minutieux les nombreuses Ammonites recueillies dans les carrières de calcaire de la montagne de Crussol, qui se dresse sur la rive droite du Rhône en face de Valence. Parmi les genres d'Ammonites les plus répandus dans ces calcaires, le genre *Neumayria*, du groupe des Oppéliidés, tient assurément la première place. Ce sont des coquilles très enroulées, à dernier tour recouvrant presque entièrement les tours internes, ornées sur le flanc de côtes flexueuses et portant vers le bord externe une rangée de tubercules en général mousses et arrondis. L'élégante ornementation de ces Ammonites est des plus variables suivant les sujets : l'ombilic est plus ou moins ouvert, les côtes plus ou moins fines et nombreuses, et de forme plus ou moins sinueuse; les tubercules du bord externe sont tantôt serrés, tantôt espacés, tantôt ronds, tantôt allongés dans le sens de la spire; parfois ils s'effacent sur les tours adultes, d'autres fois ils se développent et simulent des épines saillantes. D'après ces *modes de variation* et quelques autres qu'il est superflu d'indiquer, Fontannes a cru devoir, dans un seul des groupes naturels de ce genre, celui de *Neumayria flexuosa*, séparer et décrire une douzaine d'espèces différentes. Les individus de ce groupe abondent parfois au point de se toucher dans certains blocs de la roche calcaire; on y recueille pêle-mêle des sujets jeunes et des échantillons adultes de toute grandeur. Tout paléontologiste qui aura pu, comme nous l'avons

fait nous-même, récolter des *Neumayria* dans les carrières de Crussol, ne saurait s'affranchir de l'idée que tous ces individus ont dû se reproduire entre eux et *appartiennent en conséquence à une seule espèce*, douée d'un polymorphisme intensif. Il n'y a là que de simples *formes*, ou d'une manière plus précise des *variétés*, puisque ces Ammonites vivaient ensemble dans une même station de la mer Jurassique, et que de plus elles passent des unes aux autres par des transitions graduées.

Faut-il donc incriminer Fontannes d'avoir méconnu ces liens évidents de parenté ? Assurément non. Ce paléontologiste scrupuleux a eu seulement en vue de nous faire connaître et de préciser par des figures les limites de variation d'un type très polymorphe. Peut-être est-il allé trop loin dans cette voie et a-t-il multiplié inutilement de prétendues espèces fondées sur des nuances subtiles de l'ornementation de la coquille? Les passages entre les *Neumayria* de Crussol sont, en effet, tellement graduels, qu'on a souvent de la peine à attribuer un nom précis aux spécimens que l'on recueille et que chaque paléontologiste pourrait, suivant son caprice personnel, ou multiplier encore les coupures faites par Fontannes ou, au contraire, les réduire dans une très forte proportion.

Les critiques que nous venons de formuler ne s'adressent spécialement ni à Bellardi, ni à Fontannes, mais bien à la *méthode* généralement employée en paléontologie pour la délimitation des espèces ; nous ne sortirons pas du sujet en en disant quelques mots. Deux cas extrêmes peuvent se présenter : ou bien le paléontologiste descripteur n'a à

sa disposition qu'un petit nombre de spécimens d'un même groupe, provenant d'un ou de plusieurs gisements ; dans ce cas, il n'a guère à se préoccuper de *passages* entre les formes considérées ; il n'a devant lui que des sujets à caractères très nets et bien distincts et il les décrira comme autant d'espèces différentes, laissant ainsi au hasard le soin de décider quelle forme sera mise en évidence par un nom spécifique au milieu de toutes les autres formes possibles de la même espèce. Ou bien, au contraire, on aura affaire à un gisement très riche permettant de réunir des centaines de sujets se groupant autour d'un type moyen. Le procédé le plus usité consiste à disposer toutes ces coquilles en une série continue en se servant de tel ou tel caractère : allongement de la spire, nombre de côtes ou de rangées de tubercules, s'il s'agit de Gastropodes, par exemple. Ces caractères iront en s'atténuant ou, au contraire, en s'accentuant d'un bout à l'autre de la série. Le procédé le plus logique, le plus conforme aussi à la vérité de la nature, serait de figurer côte à côte les principaux termes gradués de cette série, en laissant à l'ensemble un même nom spécifique et en désignant comme variétés les modes de variation les plus importants. Ce procédé a l'inconvénient matériel d'exiger une illustration très étendue et très coûteuse. Les paléontologistes ont pris l'habitude, à notre sens fâcheuse, de pratiquer dans cette série continue, un certain nombre de coupures arbitraires, répondant chacune à la variation d'un ou plusieurs caractères et de donner un nom d'espèce à chaque section. On voit combien cette notion purement morphologiqué de l'espèce en paléontologie, diffère

de la définition à la fois morphologique, génétique et géographique que nous avons admise pour les espèces vivantes.

Les faits relatés plus haut se rattachent tous à des variations d'un type fossile dans un même gisement ou dans des gîtes très voisins, c'est-à-dire à ce que nous avons nommé des *variétés*. Mais pouvons-nous reconnaître dans les temps anciens, des variations d'ordre géographique reproduisant les *races locales* si fréquentes parmi les espèces actuelles? L'attention des paléontologistes ne semble pas, jusqu'ici, avoir été beaucoup attirée de ce côté. Il sera cependant possible d'en citer quelques exemples empruntés à diverses périodes des temps géologiques. Un savant géologue français, J. Bergeron, qui a découvert et fait connaître la faune fossile la plus ancienne de notre pays, celle du terrain Cambrien de la Montagne-Noire, a remarqué que les Trilobites de cette contrée méridionale appartenaient à des espèces presque identiques à celles du Cambrien de Bohême, mais montrant quelques différences constantes dans les détails de l'ornementation du test chitineux. C'est ainsi que le *Conocoryphe coronata* du Languedoc et d'Espagne diffère de l'espèce type de Bohême par la présence d'une épine au lieu d'un tubercule sur l'anneau occipital et par une granulation plus grossière de toute la surface de la tête. Le *Paradoxides rugulosus* n'est pas non plus tout à fait identique à celui de Bohême; il ne montre point de tubercule sur l'anneau occipital. Avec une réserve qui devrait trouver beaucoup d'imitateurs, Bergeron n'a pas cru devoir séparer ces *formes méridionales* sous un nom spécifique nouveau, dont le moindre inconvénient

eût été de masquer les affinités naturelles des espèces de Trilobites de ces deux régions éloignées.

Pour les temps secondaires, on peut citer comme un bon exemple de variation régionale les deux formes de la *Gryphée arquée*, espèce très caractéristique du Lias inférieur ou étage Sinémurien. Dans le bassin de Paris et jusque dans le nord de la Bourgogne, cette Huître se présente avec son aspect classique : une forme étroite et profonde, une grande valve à sommet très gros et très incurvé sur la valve operculaire, avec un sillon très prononcé sur l'un des côtés. Dès qu'on s'avance au sud, vers le Mâconnais et le Lyonnais, les bancs de Gryphées ne contiennent alors que rarement cette forme septentrionale et on y voit prédominer une race à coquille plus élargie et moins profonde, à sommet de la grande valve plus mince et moins recourbé, avec sillon latéral plus effacé. Cette forme désignée quelquefois sous le nom de *Gryphée striée* constitue une véritable race méridionale ou rhodanienne de la même espèce.

A l'époque tertiaire, les faits de localisation régionale de certaines formes ont été mieux mis en lumière, entre autres par Sacco pour les Mollusques tertiaires de la vallée du Pô, et par Fontannes pour les Mollusques pliocènes de la vallée du Rhône et du Roussillon. Ce dernier savant, dont nous avons cité plus haut la tendance ultra-sectionniste pour les Ammonites de Crussol, est devenu ensuite, assagi par l'expérience, beaucoup plus réservé pour la création d'espèces nouvelles. Sur trois cent quinze espèces, dont se compose la faune de Mollusques du golfe pliocène de la vallée du Rhône, quatre-vingts

sont décrites comme de simples *variétés* d'espèces connues dans les gisements italiens, et Fontannes fait ressortir le caractère régional de ces variétés en leur imposant des noms tels que *rhodanicus*, *comitatensis*, *bollenensis*, *ruscinensis*, *pyrenaicus*, *perpinianus*, etc., qui précisent leur provenance géographique. « La seule différence constante avec les espèces subapennines, est la taille, généralement plus petite dans le bassin du Rhône, différence sensible seulement vers le fond du golfe au nord d'Avignon... La plupart de ces variétés correspondent à des variations régionales et seraient considérées comme de bonnes espèces par les sectionnistes à outrance ». La localisation de ces races dans le bassin du Rhône s'explique d'ailleurs aisément, par l'obstacle que l'existence d'une longue péninsule corso-sarde rattachée à la Provence apportait aux communications des Mollusques du golfe rhodanien avec ceux de la côte ligure ou de la Toscane.

Ces faits si intéressants de localisation de races régionales aux différentes époques géologiques, apparaîtraient encore avec plus de fréquence si les paléontologistes n'avaient pris la fâcheuse habitude de désigner ces races par des noms spécifiques distincts, qui ont pour conséquence de rompre les liens naturels unissant les différentes formes d'un même groupe.

De l'ensemble des faits exposés ci-dessus, il résulte que la variabilité des espèces a été la même dans les temps anciens et à l'époque actuelle. Cette variabilité se traduit par un polymorphisme tantôt presque nul, tantôt intensif dans certaines espèces. Elle a pour résultat la création de *groupes de formes*,

parmi lesquels on doit distinguer des *variétés* produites un peu partout et sans raison apparente autour d'un type spécifique moyen, et des *races locales* ou *régionales*, dues aux circonstances du milieu, et qui s'écartent parfois très sensiblement du type primitif. Ces *formes*, trop souvent considérées par les naturalistes descripteurs comme des *espèces distinctes*, sont presque toujours reliées les unes aux autres par des passages insensibles. Mais il importe de remarquer que ces *groupes de formes*, rassemblés autour d'un type moyen, comme les différentes étoiles d'une même nébuleuse, ont une véritable réalité objective et restent presque toujours nettement séparés des groupes voisins, si l'on met à part quelques cas extrêmement rares d'hybridation. Ce sont ces groupes qui répondent ou devraient répondre à la *véritable définition de l'espèce* caractérisée à la fois morphologiquement, génétiquement et géographiquement. C'est dans ce sens qu'il est permis d'affirmer que les *grandes espèces ne passent pas graduellement des unes aux autres*, soit dans la nature actuelle, soit à chacune des anciennes époques de la vie du globe.

Cette conclusion, qu'il eût été facile de prévoir *à priori*, n'est d'ailleurs nullement contraire à l'hypothèse de la descendance. Si cette hypothèse est exacte, nous devons admettre que la transformation des espèces a dû correspondre à des phénomènes de même ordre que ceux auxquels sont dues nos *races locales*, c'est-à-dire à un isolement prolongé dans des conditions de milieu très différentes. Il est déjà remarquable de voir combien ces *races locales*, dans la nature vivante, s'écartent parfois du type originel.

Il serait irrationnel de supposer que cet écart puisse aller, pour une même époque, jusqu'à la séparation complète de deux grandes espèces ; et l'observation nous montre, en effet, que les groupes de formes restent généralement distincts. Pour obtenir une transformation aussi considérable, il faut de toute évidence une intervention prolongée des causes modificatrices : c'est de cette *action du temps* que nous allons maintenant nous occuper.

CHAPITRE XVI

La Variation dans le temps.

Deux procédés d'étude de l'évolution dans le temps. — Méthode approximative. — Méthode de l'évolution réelle. — Les séries de formes ou rameaux phylétiques. — Les genres polyphylétiques. — Les séries discontinues. — Vitesse variable de l'évolution des rameaux.

L'*évolution paléontologique*, c'est-à-dire la transformation des formes animales à travers la série des âges de la terre, constitue de toute évidence la preuve la plus directe et la plus démonstrative de l'hypothèse transformiste. Un peu négligée, surtout en raison de la pénurie des documents, par les créateurs de la théorie de la descendance, elle est devenue, au contraire, dans le dernier tiers du siècle passé, l'objet principal des efforts des paléontologistes modernes.

Cette étude des changements des animaux fossiles a été abordée par plusieurs méthodes. La plus logique et la plus précise à la fois est la reconstitution patiente et serrée de la série graduelle des formes par lesquelles a passé un rameau donné du règne animal en s'élevant d'un étage géologique à

un autre étage, et même, si cela est possible, d'une couche à une autre couche du même étage. C'est la méthode à laquelle sont attachés les noms de Waagen, de Neumayr, de Zittel, de Hyatt, de Mojsisovics, d'Osborn, de Schlosser, de Stehlin, etc.

On peut la désigner sous le nom de *méthode de l'évolution réelle*, parce qu'elle laisse une place aussi réduite que possible à l'établissement de filiations hypothétiques ; c'est aussi celle que nous nous sommes astreint à suivre personnellement dans tous nos travaux.

Mais avant d'exposer les résultats positifs déjà fort intéressants obtenus par cette méthode rigoureuse, il est nécessaire de dire quelques mots et de faire justice d'une autre méthode plus hypothétique, par laquelle l'histoire de l'évolution devient une sorte d'*image représentative* des changements des êtres, au lieu de répondre au tableau réel des événements du passé. Cette méthode approximative a été partiellement employée dans les travaux de Huxley, de Kowalevsky, de Marie Pavlow, et au plus haut degré dans ceux de Gaudry et de son école. Elle consiste, étant donné un genre d'animaux actuels ou récents dont on veut étudier la généalogie, à rechercher dans la série des périodes géologiques antérieures quelques autres genres présentant avec le premier un certain degré d'analogie dans la structure d'un organe ou d'un petit nombre d'organes, et à composer à l'aide de ces genres une série en apparence naturelle à l'aide des seules modifications des organes considérés. Pour les Mammifères, par exemple, on prendra comme critérium tantôt la structure des molaires, tantôt celle

des canines, ici la réduction progressive des doigts latéraux, là le développement graduel des os du nez, des cornes ou des bois, en négligeant, ou à peu près, le reste de l'organisation. Dans les Ammonites, on tiendra uniquement compte de la complication plus ou moins grande des lignes de suture, en laissant de côté la forme générale de la coquille, son mode d'ornementation, la disposition de la bouche, etc. On ne s'embarrasse d'ailleurs pas outre mesure de l'ordre chronologique d'apparition des formes fossiles que l'on met en série : c'est ainsi que pour établir la filiation des Ursidés, Gaudry et Boule introduisent entre les *Hyænarctos* du Miocène supérieur et les premiers *Ursus* du Pliocène un genre actuel, l'*Œluropus* de Chine, parce que cet animal réalise, au point de vue du développement progressif des dents tuberculeuses, un état intermédiaire entre les deux genres qu'il s'agissait de relier ; ce sont là de véritables anachronismes, à notre sens tout à fait inadmissibles.

Cette méthode présente assurément les plus grands dangers, parce qu'elle entraîne à confondre avec l'*évolution réelle* d'un groupe ce qui n'est effectivement que l'*évolution fonctionnelle* d'un organe dans une série de genres appartenant à des rameaux naturels différents et n'ayant entre eux aucune espèce de parenté ancestrale. Elle ne pouvait manquer de conduire à l'éclosion d'enchaînements artificiels et inexacts, comme nous avons eu déjà l'occasion de le montrer pour la famille des Chevaux et pour celle des Ours. Il ne sera pas inutile d'en donner encore quelques exemples. L'évolution de la famille des Rhinocéros a été étudiée par Gaudry

d'après le développement graduel des os du nez depuis les *Palæotherium* des temps Eocènes jusqu'aux Rhinocéros bicornes actuels : la série débuterait par le *Palæotherium medium*, dont les os nasaux grêles et peu allongés laissent supposer l'existence d'une trompe charnue ; puis vient le *Palæotherium crassum*, où les os du nez plus forts ne laissent plus de place à une trompe ; à la suite viennent les Rhinocéros sans cornes ou *Acerotherium*, d'abord l'*A. incisivum* d'Eppelsheim, aux os nasaux presque aussi petits que dans le *Palæotherium crassum ;* ensuite l'*A. tetradactylum* de Sansan. Les cornes apparaissent chez le *Rhinoceros* des sables de l'Orléanais, muni d'une très petite corne nasale ; dans le *Rhinoceros Schleiermacheri* du Miocène supérieur, les os du nez sont un peu plus forts que dans l'espèce d'Orléans ; ils s'épaississent encore davantage chez le *Rhinoceros pachygnathus* de Pikermi, déjà pourvu d'une corne nasale et d'une seconde corne frontale ; dans le *Rhinoceros etruscus* du Pliocène, les os nasaux sont soutenus en dessous par une cloison en partie ossifiée ; enfin, dans le *R. tichorhinus* du Quaternaire, ils sont devenus aussi massifs que possible et sont soutenus par une cloison dans toute leur étendue. Sans parler même de plusieurs anachronismes, aucun paléontologiste n'hésitera à affirmer que cette filiation est inexacte dans presque toutes ses parties : il n'existe entre les *Palæotherium* et le groupe des Rhinocéros aucune forme de passage, par la raison toute simple que ceux-ci sont arrivés brusquement en Europe vers le début de l'époque Oligocène, par une migration d'origine vraisemblablement américaine.

D'autre part, les *Acerotherium* ne sont point les ancêtres des Rhinocéros à corne ; l'apparition de ces derniers en Europe, au début du Miocène, est aussi le résultat d'une migration brusque d'origine africano-asiatique. Enfin, même dans les vrais Rhinocéros, la série ci-dessus indiquée *enchaîne* des espèces, telles que le *R. Schleiermacheri* et le *R. pachygnathus*, qui n'ont entre elles rien de commun et correspondent à l'évolution parallèle de deux rameaux distincts. On peut donc dire que Gaudry a étudié, non point l'évolution du groupe des Rhinocéros, mais le simple épaississement graduel des os destinés à supporter des cornes dans toute une série de genres qui ne sont nullement apparentés. On pourrait décrire des séries fonctionnelles presque semblables dans tous les autres groupes de Vertébrés cornus.

L'organisation fonctionnelle d'une patte destinée à fouir la terre donne lieu à des structures presque identiques, quel que soit le groupe auquel appartient l'animal fouisseur : la phalange onguéale devient très forte et se creuse d'une rainure destinée à recevoir l'insertion de la griffe cornée. Mais cet outil de fouisseur devient gênant pendant la marche ; aussi des dispositions spéciales dans l'articulation des phalanges avec le métacarpien permettent-elles à l'animal de relever ses doigts vers le haut et de marcher sur la plante de la main. Cette structure s'observe, plus ou moins développée, chez plusieurs genres d'animaux actuels, les Tatous, les Pangolins, etc., faisant partie de l'ordre, d'ailleurs peu naturel, des Édentés. Trompé par sa méthode constante des rapprochements par adaptations fonc-

tionnelles, Gaudry n'a pas manqué de voir un *passage* entre les Édentés et les Ongulés, dans une curieuse famille de Mammifères tertiaires : le *Schizotherium*, le *Macrotherium*, le *Chalicotherium*, chez lesquels la patte de devant présente au plus haut point la structure fouisseuse décrite plus haut. Mais, en réalité, il n'existe aucune espèce de parenté entre ces étranges *Chalicothéridés* et les Édentés actuels ou anciens : une étude approfondie de la structure du crâne, des vertèbres, des os du bras et de l'avant-bras, du tibia, montre clairement qu'il s'agit d'un véritable Ongulé, exceptionnellement adapté à des fonctions fouisseuses.

Abordant le difficile problème de l'origine des Singes, Gaudry le résout par la seule considération de la forme conique des denticules qui hérissent la couronne des molaires chez plusieurs Singes actuels, les Macaques par exemple. Il admet que ces Singes ont d'étroits rapports avec certains Ongulés tertiaires, l'*Acotherulum*, l'*Hyracotherium*, et surtout le *Cebochærus* des lignites de Vaucluse, dont les molaires, ornées de quatre denticules arrondis, auraient une singulière ressemblance avec celles des Singes. « Gervais a eu l'heureuse idée d'inscrire cet animal sous le nom de *Cebochærus* (Singe-Cochon), par lequel sont bien exprimés ses rapports avec les Pachydermes et les Singes. » Mais, tandis que des Pachydermes fossiles marquent une tendance vers la dentition des Singes, il y aurait un Singe, l'*Oreopithecus* du Miocène d'Italie, qui paraîtrait avoir conservé, dans ses molaires, quelque souvenir de la forme Pachyderme. Il est à peine besoin de dire que rien ne saurait subsister de ces

hypothèses : d'une part, le *Cebochærus*, par tous ses caractères dentaires et craniens, est, incontestablement, un véritable Suidé, sans aucun rapport avec les Primates ; ne sait-on pas, d'autre part, que les denticules arrondis des molaires indiquent une simple adaptation à un régime omnivore et se retrouvent à un degré plus ou moins parfait chez les représentants les plus divers de presque tous les ordres de Mammifères ?

Ces exemples, qu'il serait facile de multiplier pour d'autres groupes d'animaux fossiles, suffiront à expliquer pourquoi les paléontologistes modernes ont renoncé à ces *méthodes approximatives*, qui nous conduisent presque fatalement à une *évolution de fantaisie*. Peut-être ces ébauches n'ont-elles pas été inutiles dans le passé, alors qu'il fallait lutter pour faire prévaloir les idées d'évolution ; mais elles seraient maintenant plutôt défavorables au progrès, en nous faisant illusion sur l'état réel d'avancement de notre science. Le moment est venu où l'*évolution paléontologique* doit être l'histoire de ce qui s'est passé réellement, et non une image poétique de ce qui aurait pu se passer dans les temps anciens.

Revenons maintenant à une méthode plus scientifique, dont le thème essentiel est la reconstitution exacte et minutieuse des *rameaux réels* qui représentent la généalogie *directe* de nos formes animales. On doit en attribuer le point de départ et le mérite aux remarquables travaux des paléontologistes autrichiens sur les *Formenreihe*, littéralement les *séries de formes*, terme qu'il nous paraît préférable de traduire en français par le nom plus expressif de *rameaux phylétiques*. Le procédé de reconstitution de

ces séries, très simple au moins théoriquement, consiste à suivre pas à pas, dans une succession de couches géologiques régulièrement superposées et continues, les variations chronologiques d'un même type ou de types assez rapprochés par leurs affinités naturelles pour que leurs relations généalogiques s'imposent à tout observateur impartial. Pour que ces séries soient démonstratives, il faut de toute évidence qu'il n'y ait point de *lacunes* ou que ces lacunes soient assez restreintes pour ne pas interrompre le coup d'œil d'ensemble sur la continuité de la variation. Chacun des termes étroitement reliés d'une même série a reçu de Waagen le nom de *mutation*, nom qu'il serait très utile d'employer plus fréquemment qu'on ne le fait dans la nomenclature paléontologique en désignant comme *mutations ascendantes* les formes qui se succèdent en s'élevant vers la période actuelle, et comme *mutations descendantes* celles que l'on trouve en s'enfonçant dans des couches de plus en plus anciennes. Il devient ainsi possible d'apprécier l'intensité de la variation chronologique, c'est-à-dire l'*action du temps* sur les caractères et la structure d'un même type zoologique. Et nous employons à dessein dans ce premier aperçu le nom un peu vague de *type* au lieu des mots *espèce* ou *genre*, parce que nous aurons justement à discuter plus loin comment ces deux échelons de la hiérarchie zoologique pourront s'introduire entre les différents termes d'une même série phylétique bien ordonnée.

Les premières *séries de formes* bien étudiées et solidement établies ont été d'abord découvertes dans le monde des Invertébrés. Waagen nous a fait con-

naître la série des mutations d'un groupe d'Ammonites jurassiques, celui de l'*Ammonites subradiatus*. Neumayr, poussant plus loin cette idée féconde, l'a illustrée du magnifique exemple fourni par la série de formes à *évolution rapide* des Paludines pliocènes du bassin du Danube; nous renverrons le lecteur aux indications sommaires déjà données, à propos des travaux de Neumayr, sur cette belle série phylétique.

Les genres polyphylétiques. — Mais ce savant paléontologiste nous a fait pénétrer plus intimement encore dans les procédés naturels de réalisation de ces séries phylétiques. Il nous a montré en effet dans sa brillante étude des Ammonites du genre *Phylloceras* que chaque grand genre, si homogène soit-il en apparence, n'évolue pas suivant une ligne unique, mais comprend en réalité une série de rameaux parallèles à évolution simultanée et de durée inégale. Nous sommes ici en présence d'une véritable loi générale d'une importance capitale qui nous semble justifier une analyse rapide de l'évolution du genre *Phylloceras*, si bien étudiée par Neumayr.

Les *Phylloceras* sont des coquilles très enroulées, à dernier tour enveloppant entièrement les tours internes, à surface lisse ou très faiblement ornée de fines stries, de bourrelets ou de sillons transverses. Ce genre, très homogène dans l'ensemble de ses nombreuses espèces, est particulièrement caractérisé par la terminaison en forme de feuille des parties saillantes de ses lignes de suture, d'où le nom générique imaginé par Ed. Suess. La famille dont fait partie le genre est connue depuis le Trias; mais les *Phylloceras* proprement dits ne débutent qu'à

l'époque infra-liasique et se continuent jusque dans la Craie supérieure. Neumayr a reconnu parmi les formes jurassiques et crétacées cinq séries phylétiques parallèles qu'il caractérise de la manière suivante :

1° Série du *Phylloceras heterophyllum* à coquille lisse ou ornée de fines stries transverses. Ce rameau va du Lias inférieur au Turonien.

2° Série du *Phylloceras Partschi* à dernier tour orné de gros plis transverses striés. Rameau allant du Lias au Barrémien.

3° Série du *Phylloceras tatricum* à coquille ornée de bourrelets transversaux espacés et non striés. Du Jurassique inférieur au Barrémien.

4° Série du *Phylloceras capitanei* ornée de quatre à neuf étranglements dirigés obliquement en avant. Du Lias moyen à la fin du Jurassique.

5° Série du *Phylloceras ultramontanum* ornée d'étranglements d'abord dirigés en avant, puis infléchis en coude vers l'arrière; et en plus de stries grossières sur la moitié externe. Du Jurassique inférieur au Valanginien.

Ces cinq séries se suivent nettement, avec une richesse en formes variable suivant l'époque et suivant la série considérées; mais elles possèdent une vitalité assez différente : la quatrième ne dépasse pas le Jurassique; la cinquième atteint le Valanginien; les deuxième et troisième se prolongent jusqu'à la fin du Néocomien; enfin, la première seule traverse le Jurassique et le Crétacé inférieur pour aller s'éteindre dans la Craie.

La plupart des genres dits *touffus*, c'est-à-dire riches en espèces, présentent une évolution par ra-

meaux parallèles semblable à celle des *Phylloceras* et méritent, comme ces derniers, de recevoir le nom de *genres polyphylétiques*. On en peut citer des exemples très nombreux dans le grand groupe des Ammonites, les *Lytoceras*, les *Arietites*, les *Perisphinctes*, les *Hoplites*, pour ne parler que des plus typiques. Les genres polyphylétiques sont aussi très communs dans les autres groupes d'Invertébrés : les Spirifères, les Rynchonelles, les Térébratules parmi les Brachiopodes ; les Huîtres, les *Pecten*, les Trigonies, les Pholadomyes, les Hippurites parmi les Lamellibranches : les Pleurotomaires, les *Trochus*, les Paludines, les Turritelles, les Nérinées, les Cérithes, les Nasses, les Pleurotomes, les *Murex*, les Cônes parmi les Gastropodes ; les *Orthoceras*, les *Nautilus* dans les Céphalopodes tétrabranchiaux, en sont des exemples très familiers à tous les paléontologistes. Nous montrerons plus loin, que le polyphylétisme est aussi très évident dans un certain nombre de genres de Mammifères tertiaires. On peut dès maintenant prévoir que tous ou presque tous les genres d'animaux fossiles, lorsqu'ils auront été étudiés d'une manière précise dans leurs mutations, deviendront plus ou moins *polyphylétiques*. Le *monophylétisme* ne s'observe guère que pour des genres pauvres en espèces, paraissant doués d'une vitalité peu énergique et montrant une faible tendance à la variation dans le temps. Peut-être même ce monophylétisme n'est-il qu'apparent et provisoire, limité à certaines périodes et à certaines régions pour un même type, et subordonné sans doute à des intermittences dans la force expansive du rameau.

Les séries discontinues. — Le critérium essentiel d'une série phylétique est la continuité. Il existe cependant un assez grand nombre de rameaux naturels indiscutables, dans lesquels cette continuité se trouve interrompue par des lacunes, c'est-à-dire par l'absence parfois intermittente de quelques-unes des mutations nécessaires pour compléter la série. Un exemple très net de ces *séries discontinues* nous est offert par l'évolution des Gryphées, genre voisin de nos Huîtres, mais distinct par une valve gauche profonde à sommet plus ou moins incurvé, et une valve droite plate et operculaire. L'espèce la plus ancienne est la *Gryphée arquée* qui forme des bancs immenses dans le Lias inférieur et présente à un haut degré les caractères du genre : forme étroite et profonde de la grande valve, sommet très gros et fortement recourbé sur la petite valve. Dès la partie supérieure du même étage, on rencontre une première mutation qui a reçu le nom de *Gryphæa obliqua :* la coquille est moins profonde, plus élargie, le sommet moins gros et moins incurvé. Si on s'élève dans le Lias moyen, on trouve une autre forme, la *Gryphæa cymbium*, de taille un peu plus grande, à coquille plus élargie, beaucoup moins profonde, à sommet mince et peu recourbé. Puis le rameau disparaît momentanément dans le Lias supérieur, le Bajocien et le Bathonien pour reparaître dans les marnes Callovo-Oxfordiennes sous une forme un peu modifiée, plus grande et beaucoup plus étalée en largeur, qui a mérité de recevoir le nom de *Gryphæa dilatata.* Le rameau cesse de se montrer dans les derniers étages du Jurassique et dans tout le Crétacé inférieur, et lorsqu'il reparait dans la Craie supé-

rieure avec les *Gryphæa proboscidea* et *vesicularis*, les caractères sont profondément modifiés : la forme générale de la coquille est très élargie et presque circulaire, le sommet est mousse et peu recourbé, comme fondu avec le reste de la coquille. L'aspect général rappelle assez peu celui des Gryphées du Lias pour que l'on puisse à la rigueur se demander s'il s'agit bien du prolongement du même rameau.

Un autre bel exemple de séries discontinues nous est offert par les Mollusques bivalves de la famille des *Mégalodontidés*, coquilles épaisses, de forme triangulaire, à sommets déjetés et légèrement spiraux, munies de fortes dents à la charnière : les plus anciens représentants, groupés sous le nom générique de *Megalodon*, apparaissent dans le Dévonien moyen de l'Eifel sous la forme du *M. cucullatus* à coquille relativement petite et subarrondie. Il faut ensuite s'élever jusqu'au sommet du Trias de la région des Alpes orientales pour retrouver, dans les calcaires du Dachstein et dans la Hauptdolomit, les *Neomegalodon* devenus gigantesques et modifiés dans quelques détails de leur charnière. Le rameau se prolonge ensuite d'une manière plus ou moins continue à travers le Rhétien et le Lias, et, après un autre hiatus, il est permis d'en voir la terminaison dans les *Pachymegalodon* à coquille très épaissie du Jurassique supérieur.

Dans le groupe des Ammonites, un savant spécialiste, Gustave Sayn, a montré que les *Pulchellies* de l'étage Barrémien, à coquille si élégamment ornée, devaient être rattachées génétiquement à des Ammonites lisses et discoïdes du Valanginien, qu'il désigne sous le nom de *Garnieria;* celles-ci se rat-

tachent à leur tour aux *Oxynoticeras* du Jurassique supérieur de Russie, et ces dernières seraient peut-être, malgré l'énorme lacune géologique qui les sépare, les descendants directs des *Oxynoticeras* typiques du Jurassique inférieur.

Sans multiplier davantage ces exemples de séries discontinues ou intermittentes, on voit quelles difficultés spéciales apportent ces lacunes dans la reconstitution certaine des rameaux phylétiques. On peut d'ailleurs espérer que ces difficultés disparaîtront une à une, à mesure que des explorations géologiques plus complètes auront permis de découvrir les anneaux intermédiaires momentanément inconnus.

Vitesse variable de l'évolution des rameaux. — Rien ne semble avoir été plus variable que la rapidité de l'évolution comparée des différents rameaux phylétiques. Il en est un certain nombre dont les modifications chronologiques sont insignifiantes ou à peu près nulles pendant la durée presque entière des périodes géologiques. Un exemple souvent cité à ce point de vue est celui du genre *Lingula*, du groupe des Brachiopodes inarticulés, caractérisé par une coquille chitineuse mince, équivalve, de forme subrectangulaire, à sommet un peu prolongé, fixée aux corps sous-marins par un long pédicule flexible. Les Lingules comptent parmi les plus anciens organismes connus dans les mers primaires : sans même tenir compte des *Lingulella* du Cambrien qui paraissent constituer un petit rameau indépendant, on voit apparaître les vraies *Lingula* dans le Silurien, où elles comptent, selon Bigsby, une centaine

d'espèces, Elles décroissent déjà en nombre dans le Dévonien et le Carbonifère, et plus encore dans les temps Secondaires et Tertiaires; mais le rameau n'en persiste pas moins jusque dans les mers tropicales actuelles où on les pêché à une faible profondeur. Si nous comparons l'une des plus anciennes espèces de Lingules, par exemple la *Lingula Lewisi* du Silurien de Gothland avec la *Lingula anatina* vivante, nous ne constaterons guère d'autre modification que la taille plus grande de la coquille actuelle, sa forme un peu moins large, son sommet un peu plus prolongé en triangle. On peut donc dire que l'évolution du rameau phylétique des *Lingula* a été presque nulle depuis le début des temps primaires. Sans doute, cette lenteur remarquable de l'évolution est-elle en rapport avec la constance des conditions de milieu marin dans lequel ont vécu ces animaux.

On connaît dans l'histoire de la paléontologie de nombreux exemples d'une lenteur d'évolution aussi remarquable que celle des Lingules. Les genres *Lagena* et *Rotalia*, de l'ordre des Foraminifères, s'étendent du Silurien jusqu'à l'époque actuelle. Les Oursins réguliers du type *Cidaris* sont connus depuis le Permien et vivent encore dans nos mers tropicales. Les Brachiopodes du genre *Crania* ont vécu, comme les Lingules depuis le Silurien inférieur jusqu'à l'époque actuelte. Dans les Mollusques Lamellibranches, le genre vivant *Solenomya* a débuté dès le Carbonifère; les *Nucules* et les *Leda* actuelles traversent la série des couches depuis le Silurien; on connait depuis le Jurassique des *Pinna* peu différentes des formes vivantes; les *Trigonies* constituent une nombreuse série de rameaux parallèles

dans le Jurassique et le Crétacé et ont persisté, quoique bien réduites en importance, jusque dans nos mers tropicales; l'intéressante famille des Pectinidés compte des *Chlamys* depuis l'époque triasique et des *Amussium* depuis le Lias; les Moules marines ou *Mytilus* ont peu changé depuis le Trias. Les Gastropodes montrent aussi quelques rameaux aux formes très persistantes : les coquilles patelloïdes du genre *Acmæa* vivent à peine modifiées depuis le Cambrien; le rare *Pleurotomaria* actuel se rattache à une série de formes très abondantes dans le Jurassique; les Fissurelles, les *Pseudomelania* sont connues depuis le Carbonifère; les *Capulus* traversent la série entière des couches fossilifères; les *Actæonina* actuelles débutent dès le Carbonifère; les Pulmonés terrestres du groupe *Pupa* ont été signalés dès le Houiller. Les carapaces bivalves des Crustacés Phyllopodes du type *Estheria* abondent dans les dépôts saumâtres de toutes les époques, du Dévonien au Quaternaire; celle des Ostracodes des genres vivants *Bairdia*, *Cytherella* et *Cypridina* remontent jusqu'à l'Ordovicien. Les Balanes du genre *Creusia* se fixent sur les rochers depuis le Dévonien inférieur. Les Limules actuelles ont pour précurseur une petite espèce découverte dans le Trias inférieur des Vosges. L'*Eoscorpius* du Carbonifère de l'Illinois et la *Protolycosa* du Houiller de Silésie sont peu différents de nos Scorpions et de notre Araignée Lycose actuelle.

Par contre d'autres rameaux phylétiques ont eu une évolution plus rapide. Nous avons déjà rappelé le curieux exemple des *Vivipara* levantines qui, dans la seule durée de la période Pliocène ont passé des

formes lisses du début aux formes carénées et tuberculées, telles que les *Vivipara Sturi* et *Hornesi*, assez différentes d'aspect des vraies Vivipares pour que quelques malacologistes les en séparent sous le nom générique de *Tulotoma*.

On peut citer au cours des âges géologiques quelques groupes dont les divers rameaux parallèles ont apparu et disparu rapidement. L'énorme Brachiopode *Stringocephalus* n'est connu que du Silurien supérieur au milieu du Dévonien, et l'étrange *Uncites* est même limité à une seule zone de ce dernier terrain. Les Bivalves du groupe *Cardiola* ont vécu seulement pendant le Silurien et le Dévonien. La plupart des rameaux de la grande famille des *Rudistes* ou *Chamidés* ont une durée très limitée : les *Diceras* sont cantonnés dans le Jurassique supérieur, les Réquiénies dans l'Urgonien, les Hippurites dans la craie à partir du Turonien supérieur. Dans les Ptéropodes, la curieuse famille des *Tentaculites* n'a vécu que du Silurien au Dévonien. Parmi les Gastropodes, les *Lychnus* sont cantonnés dans le Danien. Beaucoup de rameaux de Nautilidés apparaissent et s'éteignent dans la seule époque silurienne. Dans les Ammonéens, le groupe isolé des *Clyménies* fait toute son évolution dans le Dévonien supérieur. Enfin la plupart des familles des Trilobites ont une évolution très courte : les Conocoryphidés dans le Cambrien, les Olénidés et les Agnostidés dans le Cambrien et l'Ordovicien, les Asaphidés et les Trinucléidés dans le Silurien seulement.

D'une manière assez générale, on peut dire que *la rapidité d'évolution d'un groupe est en raison*

inverse de sa longévité. Les rameaux phylétiques qui traversent l'ensemble ou une grande partie des périodes géologiques n'éprouvent le plus souvent que de faibles modifications, telles les Lingules ou les *Capulus* par exemple. Au contraire, les familles de courte durée, comme les Trilobites du Cambrien, les Rudistes du Crétacé, les *Arietites* du Lias révèlent une vitalité plus énergique qui se traduit par des changements rapides en passant d'un étage à un autre ou même d'une couche à une autre couche. Aussi les stratigraphes se servent-ils avec avantage de ces rameaux à évolution rapide comme échelle chronométrique, c'est-à-dire comme *fossiles caractéristiques* des différentes zones d'un même terrain.

Il est cependant probable que la faible longévité de certains rameaux est beaucoup plus apparente que réelle, et tient à des lacunes provisoires de nos observations. Si en effet les époques d'extinction de chaque groupe sont presque toujours connues avec certitude, il n'en est pas de même de leurs époques d'apparition première. Les découvertes ultérieures nous ménageront sans aucun doute la surprise de voir l'origine de ces rameaux prétendus très courts reculer de plus en plus loin dans l'épaisseur des couches sédimentaires de l'écorce terrestre. L'étude de l'évolution des Vertébrés nous en fournira plus loin de nombreuses preuves.

CHAPITRE XVII

Les rameaux phylétiques chez les Vertébrés.

Rameaux à évolution rapide et rameaux à évolution lente chez les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles. — Les rameaux phylétiques chez les Mammifères. — Marsupiaux et Multituberculés. — Anthracothéridés. — Proboscidiens. — Conclusions.

En étudiant les lois qui président à l'évolution des séries phylétiques, nous avons, jusqu'ici, pris tous nos exemples parmi les Invertébrés, pour la raison historique que ces animaux ont fourni à Waagen, à Neumayr et à d'autres paléontologistes, leurs matériaux d'étude et les premiers faits démonstratifs.

L'évolution des Vertébrés est demeurée fort longtemps étrangère à ces méthodes ou du moins les spécialistes qui s'y sont consacré ont préféré prendre une autre voie. Au lieu de s'attacher à suivre pas à pas, en remontant de couche en couche à travers la série des étages sédimentaires, les mutations lentes et graduelles d'un même rameau, ces paléontologistes ont cru se trouver de bonne heure en possession de documents suffisants pour retracer les liens généalogiques, non seulement des genres et des familles, mais souvent même des ordres et même

des classes du règne animal. Ces synthèses ont un côté brillant bien fait pour séduire des esprits superficiels ou peu au courant de la science paléontologique, mais il faut reconnaître qu'elles ont presque toujours abouti à des conclusions erronées. Nous avons déjà eu l'occasion plus haut de critiquer cette méthode et de montrer par des exemples empruntés aux tentatives de filiation faites sur les Équidés, les Ursidés, les Rhinocéros, les Singes, etc., que le rattachement hâtif d'un genre à un autre genre, en se fiant à des analogies de structure d'un organe isolé ou d'un petit nombre d'organes, avait eu pour résultat l'établissement de *filiations artificielles*, faisant descendre les uns des autres des genres qui n'ont entre eux aucun *lien généalogique réel*.

Une autre erreur de cette méthode hâtive, est d'attribuer à l'évolution de chaque rameau une durée beaucoup trop courte. On a dit et répété souvent que l'évolution d'un groupe était d'autant plus rapide que ce groupe occupait une place plus élevée dans l'échelle des êtres. Les Mammifères tertiaires ont été toujours invoqués à l'appui de cette règle : les remarquables transformations des Mammifères placentaires ne semblent-elles pas, en apparence au moins, s'être accomplies en entier pendant la durée de temps relativement courte que représentent les terrains tertiaires? Ainsi formulée, cette proposition est beaucoup trop exclusive.

Il a existé assurément parmi les Vertébrés quelques rameaux, tels que ceux des Poissons Placodermes, des Labyrinthodontes et des Théromorphes, dont la rapidité d'évolution peut être com-

parée à celle des Trilobites et des Rudistes; mais il est aujourd'hui infiniment probable que la plupart des familles d'Ongulés, de Créodontes et de Primates, n'ont point une évolution limitée à l'époque Éocène et doivent pousser en quelque contrée encore inconnue de profondes racines dans les temps Secondaires. Dans tous les cas, une allure rapide comme celles qui ont été décrites et qui transformerait un *Palæotherium* en un Cheval depuis l'Oligocène, un *Amphicyon* en un Ours depuis le Miocène moyen, ne répond pas à la réalité des faits. Comme nous l'avons vu plus haut pour les Invertébrés, les rameaux phylétiques sont, d'une manière générale, extrêmement longs, et se poursuivent parallèlement sans se souder pendant une longue partie des temps géologiques. Ces réserves faites, nous allons essayer de montrer que toutes les lois d'évolution des séries phylétiques, établies à l'aide des animaux inférieurs, se retrouvent sans exception aucune chez les Vertébrés.

C'est seulement, on peut dire, depuis quelques années que les paléontologistes se sont appliqué avec un certain esprit de suite à la reconstitution précise des rameaux phylétiques chez les Vertébrés et plus spécialement chez les Mammifères.

On sait cependant depuis longtemps que quelques types de Vertébrés inférieurs présentent une très grande longévité géologique. Le type Squale semble avoir peu varié depuis sa première apparition à la fin du Silurien: c'est ainsi que les Requins gris du genre *Notidanus* ont laissé des débris certains depuis le Lias et ont peut-être des précurseurs dans le Carbonifère.

Les Requins du type *Cestracion* qui habitent les régions chaudes du Pacifique ont pour ancêtres les *Acrodus* du Secondaire, les *Orodus* du Carbonifère et le rameau remonte vraisemblablement jusqu'au Silurien. Les Lamies ou *Lamnidés* aux longues dents triangulaires, ont apparu depuis l'époque Carbonifère. Le genre *Squatina* ou Ange de mer, a des représentants très voisins du type actuel dans le calcaire lithographique de Bavière et peut-être dans le Permien de Thuringe. Le groupe des *Chimères* actuelles, à la mandibule complètement soudée au crâne, date au moins du Jurassique et même, selon Newberry, du Dévonien. La découverte sensationnelle du Dipneuste nommé *Barramundi* dans les rivières du Queensland et reconnu identique de genre aux *Ceratodus* du Trias, est encore présente au souvenir de tous les naturalistes. Le Polyptère du Nil est sans doute le descendant peu modifié des Ganoïdes à écailles rhombiques, tels que l'*Osteolepis*, du grès rouge dévonien. Les deux rameaux des Ganoïdes actuels d'Amérique, *Lepidosteus* et *Amia*, remontent au moins jusqu'à l'Éocène inférieur. Le type de nos Brochets ou Ésocidés existe déjà avec peu de modifications dans le Crétacé supérieur du New-Jersey ; le genre Hareng ou *Clupea*, dans le Néocomien des Voirons ; les Saumons ont pour précurseurs les *Osmeroides* de la Craie d'Angleterre ; le genre *Beryx* remonte jusqu'au Crétacé supérieur. Les Amphibiens anoures du groupe des Crapauds sont maintenant connus jusque dans le Jurassique supérieur. Les Reptiles marins nageurs des types Ichthyosaure et Plésiosaure ont évolué en nombreux rameaux dans les mers secondaires depuis

le Trias jusqu'à la fin du Crétacé et il faut s'attendre à découvrir un jour leurs précurseurs dans les terrains primaires. Le groupe si spécialisé des Chéloniens est déjà représenté, dès le Trias supérieur, par les deux types très différenciés des Tortues à écussons ou Dermochélydes, ancêtres de *Sphargis* actuelle, et par celui des Élodites pleurodères qui se perpétue par le genre *Podocnemis* dans les eaux douces de l'Amérique du Sud. Le *Sphenodon* de la Nouvelle-Zélande est aujourd'hui le seul représentant d'un rameau ancien de Reptiles, les *Rynchocéphaliens*, très répandus dans les mers peu profondes du Jurassique supérieur de nos pays et que l'on peut suivre avec de faibles modifications jusque dans le grès rouge permien de la Saxe. Les Lacertiens de la famille des Varans sont déjà représentés dans le Crétacé inférieur de l'île Lesina par une forme à peine distincte de l'*Hydrosaurus* actuel. On voit nettement, par ces exemples, que la longévité de certains rameaux phylétiques des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles ne le cède en rien à celle de la plupart des rameaux des Invertébrés.

Une démonstration aussi complète est plus malaisée à fournir, dans l'état actuel de la science, pour les Vertébrés supérieurs et plus spécialement pour les Mammifères. Cependant, nous savons déjà que l'origine première du tronc des Mammifères remonte extrêmement loin, et bien certainement au delà du Trias supérieur, étage le plus ancien dans lequel on ait constaté l'existence de véritables Mammifères, rentrant dans le type normal de structure de cette classe. Ce mammifère triasique, le

Dromatherium sylvestre de la Caroline du Nord, autant qu'il est permis d'en juger par la seule demi-mandibule jusqu'ici connue, se rapproche assez du type des *Marsupiaux polyprotodontes* (plus de quatre incisives à chaque mâchoire) pour que Osborn n'hésite pas à le considérer comme la forme ancestrale de nos petits Marsupiaux carnivores, tels que les Didelphes ou Sarigues actuelles. Voilà donc un premier rameau de Mammifères inférieurs qui s'étend, avec quelques interruptions et quelques déplacements géographiques, depuis l'époque actuelle jusqu'au Trias et vraisemblablement beaucoup plus loin.

L'ordre des *Multituberculés* nous fournit un second rameau d'une longévité géologique tout aussi grande : on connaît, dès le Rhétien du Wurtemberg et d'Angleterre, des molaires isolées d'un tout petit Mammifère, le *Microlestes*, qui, malgré la pénurie des documents, paraît bien être le plus ancien représentant connu de la famille des *Plagiaulacidés*. Le genre *Plagiaulax*, type de la famille n'est, lui aussi, connu que par de petites mandibules pourvues d'une forte incisive conique analogue à celle des Rongeurs, de quatre molaires comprimées, tranchantes au sommet, ornées de stries obliques sur les côtés, enfin de deux arrière molaires en cupule entourées de cinq petits tubercules. Le *Plagiaulax* a été trouvé dans les couches de Purbeck, c'est-à-dire dans les dernières assises du Jurassique et malgré la grosse lacune géologique qui le sépare du *Microlestes*, aucun paléontologiste ne doute de l'étroite filiation de ces deux genres. Après une nouvelle lacune non moins importante qui comprend la presque totalité du Crétacé, nous retrouvons dans les couches termi-

nales du Crétacé américain (étage de Laramie), un nouveau représentant de cette famille, le *Ctenacodon* et un peu plus tard dans l'Éocène inférieur de Cernay, près Reims, une autre forme tellement voisine du *Plagiaulax* que Lemoine lui a imposé le nom de *Neoplagiaulax* qui suppose une parenté ancestrale directe. Le petit Plagiaulacidé de Reims ne diffère en effet du genre jurassique que par la réduction du chiffre des prémolaires qui descend de quatre à une seule, cette prémolaire unique devenant énorme tout en conservant la crête tranchante et les élégantes stries obliques caractéristiques du rameau.

Enfin, après une nouvelle disparition dans tous les temps tertiaires, il nous faut aller chercher les descendants probables des *Plagiaulax* dans les Marsupiaux Diprotodontes (deux incisives inférieures seulement) du continent australien, soit avec le gigantesque *Thylacoleo* du quaternaire du Queensland, soit peut-être avec les petits Kangourous-Rats ou *Hypsiprymnus* dont la longue incisive conique et la grande prémolaire rappellent d'une manière frappante la dentition du *Neoplagiaulax* rémois. Le rameau phylétique des Plagiaulacides présente donc tous les traits de *lenteur* et de *discontinuité* d'évolution que nous avons reconnus dans les séries de formes les plus classiques du groupe des Invertébrés.

Nous arrivons maintenant aux Mammifères supérieurs ou placentaires, qui ont toujours servi d'argument, en apparence décisif, en faveur d'une évolution rapide de leurs divers rameaux. Il est certain que dans l'état actuel de la science — et en laissant de côté pour le moment la question encore contro-

versée des Mammifères crétacés de Patagonie — les Mammifères placentaires n'apparaissent à la fois en Europe et aux États-Unis que dans les couches les plus inférieures du Tertiaire. Les faunes de Puerco et de Torrejon en Amérique, celle de Cernay-les-Reims en France, sont les premières faunes où, à côté des Multituberculés et des Marsupiaux polyprotodontes, on constate la présence des Mammifères placentaires indiscutables. Mais il importe de remarquer que déjà, dès ces époques anciennes de l'Éocène inférieur, les Placentaires sont différenciés en groupes distincts, dans lesquels il est facile de reconnaître les représentants de plusieurs ordres, les uns éteints, les *Condylarthrés*, les *Amblypodes*, les *Tillodontes*, les Carnassiers *Créodontes ;* d'autres, les *Insectivores*, les *Primates*, se poursuivant avec de faibles modifications jusqu'à la nature actuelle. Peut-être, comme on l'a dit fréquemment, les caractères différentiels des ordres ne sont-ils pas, dans ces faunes anciennes, aussi nettement séparés qu'à l'époque actuelle; peut-être quelques types de Cernay ou de Puerco présentent-ils quelques caractères *mixtes* ou *compréhensifs* qui rendent parfois difficile l'attribution de tel ou tel genre aux Créodontes ou aux Condylarthrés, aux Condylarthrés ou aux Primates. Toutefois, cet *effacement* des limites entre les ordres, qui avait tant frappé le Dr Lemoine dans ses belles études sur les Mammifères de Cernay, nous semble avoir été singulièrement exagéré par quelques paléontologistes prétendus philosophes qui s'ingénient à voir des rapprochements partout et s'exposent ainsi à tout confondre. On ne saurait nier que la première faune connue de Mammifères pla-

centaires ne nous montre déjà des différenciations très évidentes dans plusieurs directions, fait capital qui implique nécessairement l'existence antérieure de faunes placentaires encore moins différenciées, dont nous devons attendre la découverte dans un lointain recul à travers les temps Secondaires.

Limités ainsi par le faible état d'avancement des explorations paléontologiques, à la seule étude des Mammifères tertiaires, il nous sera possible néanmoins d'indiquer dès à présent quelques rameaux phylétiques dont l'*évolution réelle* se continue sur une notable partie des temps Tertiaires. A notre connaissance, l'un des rameaux les plus longs qu'il soit possible de reconstruire avec certitude à l'heure actuelle, est celui de la famille des *Anthracothéridés*. L'importance théorique de cette démonstration nous engage à entrer ici dans quelques détails.

Les *Anthracothéridés* appartiennent aux Paridigités Suilliens, c'est-à-dire aux Ongulés à doigts pairs, voisins des Cochons, avec lesquels ils ont de nombreux rapports de structure. Ils se distinguent des Suidés par leur profil crânien moins relevé en arrière dans la région occipitale et par le type de structure de leurs molaires moins bunodonte, c'est-à-dire formées de denticules plus ou moins comprimés en demi-croissant au lieu d'être en cône presque régulier; ce dernier type, qui est celui des Cochons, semble adapté à un régime plus complètement omnivore. La famille des Anthracothéridés dont le maximum de prédominance est à l'époque Oligocène, se partage aisément en un assez grand nombre de rameaux phylétiques ayant évolué parallèlement sans se confondre et dont les trois prin-

cipaux sont : 1° le rameau *Anthracotherium*, caractérisé par un crâne moyennement allongé et par des molaires à cinq tubercules bas et presque coniques (type brachybunodonte); 2° le rameau *Brachyodus*, à crâne peu allongé, avec molaires à cinq tubercules bas et en demi-croissant (type brachysélénodonte) ; 3° le rameau *Ancodus*, à museau et crâne très allongés, avec molaires à denticules très élevés et en demi-croissant (type hypsosélénodonte). Le troisième rameau, celui des *Ancodus*, est très court et limité, dans l'état de nos connaissances, à la partie tout à fait inférieure de l'époque Oligocène. Les deux autres rameaux sont, au contraire, très longs et se poursuivent, en restant distincts, depuis leur apparition simultanée au milieu de l'Éocène ou étage Lutécien : l'un, l'*Anthracotherium*, jusqu'à la fin de l'Oligocène ou étage Aquitanien; l'autre, le *Brachyodus*, jusque dans le Miocène inférieur ou étage Burdigalien. Nous avons personnellement étudié avec soin la série phylétique des *Brachyodus* de l'Éocène moyen au Miocène inférieur, soit pendant la longue durée de sept grands étages géologiques, et nous avons pu y reconnaître la série très graduelle des mutations du tableau de la page 182.

La variation de la série des *Brachyodus* consiste : 1° dans une augmentation graduelle des dimensions allant d'un animal de la taille d'un Chevrotin à une forte bête de la taille de nos Rhinocéros ; 2° dans la réduction progressive des prémolaires qui, allongées et en série continue dans les formes anciennes, se raccourcissent et se réduisent en proportion dans

MIOCÈNE INFÉRIEUR	ÉTAGE BURDIGALIEN	*Brachyodus onoideus*	Animal de forte taille, égalant un Rhinocéros ordinaire : émail des molaires finement ridé, fortes canines triangulaires.
OLIGOCÈNE	ÉTAGE AQUITANIEN	Mutation encore inconnue dans la faune de Saint-Gérand-le-Puy.	
	ÉTAGE STAMPIEN SUPÉRIEUR	*Brachyodus borbonicus*	Taille d'un fort Sanglier; animal aux mœurs très aquatiques et carnivores, canines longues, comprimées, à bords crénelés.
	ÉTAGE STAMPIEN INFÉRIEUR	*Brachyodus porcinus*	Taille d'un petit Cochon; caractères fort semblables au précédent.
	ÉTAGE SANNOISIEN	*Brachyodus porcinus*	Identique au précédent par les molaires.
		Brachyodus Cluai	Espèce de la taille du *B. porcinus*, mais à molaires un peu plus bunodontes; représente vraisemblablement une petite branche latérale détachée du rameau.
ÉOCÈNE	ÉTAGE LUDIEN	*Brachyodus crispus*	Taille notablement inférieure aux *B. porcinus* et *Cluai*; espèce dont on ne connaît que quelques molaires.
	ÉTAGE BARTONIEN	*Catodus robiacensis*	Cette forme diffère assez notablement des précédentes par ses dimensions plus petites, par ses molaires plus basses, par ses prémolaires plus allongées et en série continue pour rentrer difficilement dans le même genre.
	ÉTAGE LUTÉCIEN	*Catodus Rutimeyri*	Caractères identiques à ceux de l'espèce du Bartonien, mais dimensions encore inférieures. La taille ne dépasse pas celle d'un petit Chevrotin.

les types récents, en même temps que la première et parfois la deuxième, se séparent des autres prémolaires ainsi que de la canine par des intervalles; 3° par l'augmentation rapide de la grandeur de la canine supérieure, qui devient une sorte de poignard aux bords crénelés chez le *Brachyodus borbonicus* et une longue défense triangulaire chez le *Brachyodus onoideus*. Mais, malgré ces différences, fort importantes si l'on considère les termes extrêmes de la série, il n'en reste pas moins entre tous ces animaux un véritable air de famille qui, grâce à des transitions ménagées, impose l'idée d'une filiation directe. Nous remarquerons enfin que ce rameau des *Brachyodus* ne présente qu'une seule discontinuité assez restreinte entre le Stampien supérieur et la base du Miocène : nous commençons d'ailleurs à connaître à Chitenay une mutation de petite taille du *Brachyodus onoideus*, qui diminue déjà la lacune toute provisoire qui sépare le type stampien de la grosse espèce des sables de l'Orléanais.

Il serait facile de construire une série analogue à la précédente dans le rameau des *Anthracotherium*, rameau dans lequel il nous manquerait seulement le terme le plus élevé, parce que ce groupe s'est éteint dès la fin de l'Oligocène. Par contre, tandis que les *Brachyodus* nous ont montré un rameau presque monophylétique, à l'exception de la petite branche latérale du *Brachyodus Cluai*, la série des *Anthracotherium* est polyphylétique et devrait être décomposée elle-même en trois sous-rameaux parallèles, dont deux seraient constitués par de petites formes, et un seul aboutirait par une augmentation de taille graduelle à l'*Anthracotherium magnum* de

l'Oligocène supérieur, dont les dimensions sont comparables à celles du grand *Brachyodus* Miocène.

Au lieu de décrire en détail les mutations des *Anthracotherium*, il nous semble préférable de changer de groupe et d'étudier la filiation si instructive des Proboscidiens dont un seul rameau, celui des Éléphants, s'est perpétué jusqu'à la nature actuelle. Les Proboscidiens sont représentés en Europe dans la seconde moitié des temps tertiaires par trois rameaux principaux et parallèles de créatures gigantesques : les Éléphants, les Mastodontes, les *Dinotherium*. De ces trois groupes, le premier s'est introduit en Europe très tardivement, venant de la région indienne, à la fin du Pliocène ; les deux autres y sont parvenus de meilleure heure, mais non moins brusquement, dès le début du Miocène. Ils ont eu d'ailleurs un sort très différent : les *Dinotherium* se sont éteints par des formes gigantesques à la fin du Miocène, tandis que les Mastodontes leur ont survécu à travers tout le Pliocène, et même l'un de leurs sous-rameaux s'est prolongé dans l'Amérique du Nord par une dernière espèce, le *Mastodon ohioticus* qui paraît avoir vécu avec l'homme quaternaire. Le tableau de l'évolution des Proboscidiens en Europe, en Afrique et dans l'Amérique du Nord, peut être représenté en cinq rameaux de la manière suivante[1] :

1. Nous avons laissé de côté les curieux *Stegodon* de l'Inde, souvent considérés comme formant passage entre les Mastodontes et les Éléphants, parce que le niveau stratigraphique de leurs espèces est encore très incertain.

	DINOTHERIUM	MASTODONTES		ÉLÉPHANTS	
		Molaires à mamelons coniques.	Molaires en crêtes transverses.	Molaires à lamelles parallèles.	Molaires à lamelles losangiques.
	—	—	—	—	—
Époque actuelle	»	»	»	*E. indicus.*	*E. africanus.*
Époque quaternaire	»	»	*M. americanus*	*E. antiquus.*	*F. priscus.*
Époque pliocène supérieure.	»	*M. arvernensis*	*M. Borsoni.*		
Époque pliocène inférieure.	»	*M. arvernensis*	*M. Borsoni.*		
Époque miocène supérieure.	*D. gigantissimum.* *D. giganteum.*	*M. longirostris*	*M. turicensis.*		
Époque miocène moyenne.	*D. lævius.*	*M. angustidens*	*M. turicensis.*		
Époque miocène inférieure.	*D. Cuvieri*	*M. angustidens*, mut. *pygmæus.*	*M. turicensis.*		
Époque oligocène	»	*Palæomastodon.* *Beadnelli.*			

16.

Ce tableau montre nettement la manière dont il faut comprendre l'évolution d'un groupe par *rameaux parallèles* n'ayant entre eux aucun contact ni *aucune forme de passage* d'un rameau à l'autre ; il montre aussi, comme nous le rappelions plus haut, la destinée diverse de chacun de ces rameaux. Enfin, il va nous permettre d'apprécier la vitesse variable de leur évolution : c'est ainsi que le rameau *Dinotherium* a très peu changé depuis son apparition dans nos contrées au début du Miocène jusqu'à son extinction à la fin de cette période : tout se réduit, semble-t-il, à une augmentation graduelle et fort sensible de la taille depuis la forme relativement petite du début, le *D. Cuvieri* des sables de l'Orléanais, jusqu'à l'énorme animal des couches Pontiques de Roumanie, nommé par Stefanescu *D. gigantissimum*, qui est sans doute le Mammifère terrestre le plus formidable qui ait vécu dans les temps géologiques. Au contraire le second rameau, celui des Mastodontes à molaires hérissées de mamelons coniques, nous offre des modifications de structure assez importantes : en effet, le *Mastodon angustideus* du Miocène inférieur et moyen est un animal relativement petit et de stature peu élevée, ses membres peu allongés ne rappellent en rien les hautes colonnes des Éléphants modernes ; ses mâchoires sont pourvues de quatre défenses presque droites, deux longues en haut, deux un peu plus courtes à la mandibule, s'usant par frottement contre les défenses supérieures. Dans le *Mastodon longirostris* du Miocène supérieur, les dimensions générales sont bien plus fortes, la stature plus élevée ; les défenses supérieures restent très longues, mais les défenses inférieures sont bieu

diminuées en proportion, faisant à peine une saillie de $0^{m}50$ en dehors de la mandibule. Dans le *Mastodon arvernensis* du Pliocène, la taille, les molaires et les longues défenses supérieures sont presque identiques à celles du *Mastodon longirostris*, dont il serait difficile de le distinguer si les défenses inférieures n'avaient entièrement disparu, ainsi que les alvéoles osseuses qui les contiennent, de sorte que la symphyse de la mandibule est courte et recourbée vers le bas au lieu de se prolonger notablement en avant, comme cela existe chez les Mastodontes miocènes. Ici la modification fonctionnelle va jusqu'à une ressemblance presque complète avec la mandibule des Éléphants, auxquels le *Mastodon arvernensis* demeure pourtant étranger au point de vue d'une filiation ancestrale.

Les rameaux des Proboscidiens, tels que nous venons de les étudier en Europe, avaient déjà une longévité géologique assez remarquable. Mais cette longévité vient d'être encore singulièrement étendue par les découvertes faites il y peu d'années dans les terrains Oligocène et Éocène du désert libyque. Dans la partie de ce désert qui avoisine la dépression riante et cultivée du Fayoum, les recherches des géologues anglais, Lyons, Beadnell et Andrews, nous ont fait connaître les ancêtres de nos Proboscidiens, dont l'origine demeurait jusque-là un problème insoluble pour les paléontologistes. Dans un ensemble de couches d'âge Oligocène et probablement Stampien, Andrews a décrit sous le nom de *Palæomastodon* un Ongulé qui se présente avec évidence comme l'ancêtre de nos Mastodontes aux mamelons coniques : il est de taille inférieure à celle des

plus petites formes du *Mastodon angustideus* (mutation *pygmæus* de l'étage Burdigalien); le crâne est allongé comme dans cette dernière espèce; les défenses supérieures sont bien plus courtes et légèrement déjetées en bas; la symphyse de la mandibule est longue, mais moins en proportion que chez le *Mastodon angustidens* et porte deux défenses également assez petites; enfin, les molaires, au nombre de six en place simultanément, se rapprochent ainsi du type normal des Ongulés, au lieu de présenter la réduction progressive des prémolaires qui caractérise la dentition des Mastodontes miocènes. A tous ces divers points de vue, le *Palæomastodon* est un type à caractères primitifs, tel en un mot qu'on aurait imaginé de toutes pièces l'ancêtre hypothétique du rameau des Mastodontes. Peut-être même le rameau peut-il se poursuivre plus bas jusque dans l'Éocène où l'on a découvert un autre Ongulé, le *Mæritherium*, dont les caractères craniens sont assez conformes à un type proboscidien généralisé, mais avec six incisives en haut et quatre en bas, dont la deuxième paire tend à se développer sous forme de petites défenses à direction subverticale au lieu d'être proclives en avant comme dans le *Palæomastodon*. Mais il règne encore, faute de types de passage, une certaine incertitude sur les relations génétiques précises de ces deux genres.

Dans tous les cas, il nous est permis de suivre maintenant, avec une légère discontinuité dans l'Oligocène supérieur, l'un des rameaux des Proboscidiens depuis le *Mastodon arvernensis* du Pliocène usqu'au *Palæomastodon Beadnelli* de l'Oligocène

moyen. Dans tout ce long trajet géologique, qui comprend beaucoup plus de la moitié des temps Tertiaires, les caractères du rameau ne se modifient que lentement, même en ce qui concerne les détails de structure des molaires, le nombre et la direction des défenses, etc. Nous sommes bien loin de ces transformations rapides et radicales, de ces passages multiples de genre à genre, de famille à famille, dont on a tant abusé dans les travaux de phylogénie sur les Mammifères tertiaires.

CHAPITRE XVIII

De l'Espèce et du Genre en Zoologie et en Paléontologie.

Les considérations que nous venons d'exposer sur les *séries* ou *rameaux phylétiques* chez les animaux fossiles, nous ont appris déjà quelques-unes des lois qui président à l'évolution de ces rameaux, lois qui sont les mêmes pour les Invertébrés et les Vertébrés. Nous avons vu que cette évolution se fait avec une vitesse variable, mais toujours par une très nombreuse série de rameaux, se développant parallèlement et par mutations graduelles à travers les étages géologiques, sans contacts ni passages d'un rameau à un autre rameau, sauf les cas de bifurcation qu'il nous est bien rarement donné de saisir avec certitude. Nous avons vu aussi que certains groupes, familles ou genres, nous apparaissent comme *monophylétiques* et développent leurs mutations suivant une seule série ; d'autres genres, au contraire, et c'est le plus grand nombre, sont *polyphylétiques*, c'est-à-dire formés d'un faisceau multiple de sous-rameaux qui se développent parallèlement entr'eux en suivant les mêmes lois que

les rameaux principaux. Enfin les trajets de ces rameaux sont tantôt très longs, pouvant embrasser presque l'ensemble des temps géologiques, tantôt plus courts et limités à quelques étages; mais nous avons dit aussi que le progrès des découvertes paléontologiques tendait à allonger de plus en plus par le bas la plupart de ces rameaux raccourcis, dont la faible longévité apparente s'explique le plus souvent par de simples lacunes de nos connaissances.

Etant donnée la constitution des rameaux phylétiques par une série de mutations passant des unes aux autres par des transitions insensibles, sauf dans le cas des séries provisoirement discontinues, il est naturel de se demander ce que deviennent dans de telles séries les limites de l'espèce et du genre, et si la signification paléontologique de ces deux termes principaux de la nomenclature est conforme à celle qui est généralement admise en Zoologie.

Examinons d'abord la question au point de vue théorique. Soit: A, A^1, A^2, A^3..., B, B^1, B^2..., C, C^1..., un certain nombre de formes animales empruntées à la faune actuelle; nous groupons ces formes en catégories que nous nommons des *espèces* lorsque leurs caractères importants sont les mêmes et qu'elles ne diffèrent entre elles que par des détails constants, mais légers. Lorsque plus haut nous avons étudié la variation dans la nature vivante, nous avons dit que les espèces considérées dans un sens un peu large et à la condition de ne pas donner un nom spécifique à toutes les variétés individuelles ou locales — sont parfaitement indépendantes les unes des autres et ne sont point reliées par des formes de passage, sauf dans quelques cas exceptionnels d'hybri-

dation. Tous les naturalistes savent que, en général, les espèces se groupent naturellement en faisceaux ou groupes d'espèces plus ou moins nombreuses A, A^1, A^2, A^3, etc., séparées d'un autre faisceau voisin B, B^1, B^2..., par des caractères plus importants que ceux qui distinguent les formes d'un même groupe ; les uns donnent à ces groupements d'espèces le nom de *sous-genre*, tandis que d'autres les individualisent plus complètement en leur donnant la valeur hiérarchique d'un véritable *genre*. Mais, cette question de mot à part, on peut affirmer que ces petits genres limités constituent le groupement le plus solide et le plus naturel de toute la nomenclature zoologique. Il va sans dire que les *sous-genres* ou *sections*, comme on les nomme parfois, peuvent être réunies si on le veut, en *genres* plus importants et d'une extension plus grande. Mais, dans tous les cas, et c'est là le point essentiel, ces divers groupements, *espèces*, *sous-genres*, *grands genres*, conservent les uns par rapport aux autres une complète indépendance et leurs limites, sauf de très rares cas, peuvent être indiquées d'une manière satisfaisante.

Il en serait de même, si, au lieu de considérer la faune vivante, nous portions notre analyse sur l'une quelconque des faunes qui ont vécu dans les temps anciens, à la condition que nous ayons affaire à des animaux rigoureusement contemporains, c'est-à-dire appartenant à un même horizon géologique étroitement limité. Là encore nous retrouverions la variation morphologique, soit individuelle, soit régionale, sous la forme bien connue de *variétés* ou de *races locales*, mais nous n'aurions en général pas

de difficultés à délimiter les grandes espèces, les sous-genres, et à plus forte raison les grands genres naturels.

Mais le problème se pose dans des conditions bien différentes si, au lieu de considérer les éléments de faunes contemporaines, nous tentons d'appliquer les mêmes règles de nomenclature aux représentants de plusieurs faunes géologiques superposées. Nous nous trouvons ici en présence des rameaux phylétiques composés de formes ou *mutations* qui se suivent pas à pas dans le temps et ne sont séparées les unes des autres que par des nuances d'autant plus légères que l'on dissèque avec plus de finesse les étages, les assises ou même les couches de chaque terrain. En revanche, si les différences sont faibles d'une mutation à la mutation qui lui succède immédiatement, ces différences, en général dirigées dans le même sens, s'additionnent les unes aux autres et finissent par réunir en une chaîne continue d'êtres apparentés par voie de descendance directe, des formes animales qu'aucun zoologiste, habitué aux études des types actuels, n'hésiterait à considérer comme des espèces ou même comme des genres distincts. Mais alors comment pratiquer, dans ces séries continues, des coupures naturelles analogues à l'espèce et au genre de la nomenclature zoologique ? Il faut avouer que cette tâche est presque impossible lorsque l'on a affaire à un rameau dont les séries de mutations sont complètes et sans lacunes. Dans ce cas, la délimitation de l'espèce et du genre, phylétiquement considérés, devient purement artificielle et subordonnée, on peut le dire, au sentiment personnel de chaque observateur.

Pour préciser par un exemple, reprenons le tableau que nous avons donné ci-dessus de la filiation des Proboscidiens et considérons en particulier le rameau des Mastodontes à molaires formées de mamelons coniques, rameau dont le *Mastodon arvernensis* est le dernier représentant. Entre cette dernière forme qui caractérise l'ensemble du Pliocène et le *Mastodon longirostris* d'Eppelsheim, il est très facile de placer une limite d'espèce : l'animal pliocène possède un menton raccourci et dépourvu de défenses inférieures, alors que le type miocène porte deux petites défenses implantées sur une mandibule assez allongée en avant; les mamelons des molaires ont chez le premier une alternance marquée d'une moitié à l'autre de la couronne; ils sont disposés chez le second en une rangée transversale presque parfaite. Mais cette facilité de délimitation des deux espèces tient certainement à la lacune momentanée des mutations intermédiaires; nous ne connaissons pas encore de Mastodonte où les défenses inférieures soient extrêmement petites, et nous devons nous attendre à rencontrer cette forme à l'extrême base des formations pliocènes; mais nous connaissons déjà dans les couches terminales du Miocène supérieur, aux environs de Lyon en particulier, un Mastodonte qui rentre dans le type *longirostris* par la grandeur de ses défenses inférieures, mais dont les molaires affectent la disposition alternante qui caractérise le type *arvernensis;* à tel point que des molaires isolées de cette mutation terminale du Miocène ne pourraient être distinguées de celles de l'animal pliocène. Les *Mastodon longirostris* et *arvernensis* seront vraisemblablement un jour reliés par une série de

mutations continues, et toute limite d'espèce deviendra impossible.

Cette liaison continue existe dès à présent entre les diverses formes Miocènes du même rameau, depuis le *Mastodon longirostris* du Miocène supérieur jusqu'à la forme *pygmée* du *Mastodon angustidens* qui débute dans le Miocène inférieur. En effet, l'accroissement progressif de la taille est des plus réguliers dans cette série depuis la forme la plus ancienne jusqu'à la plus récente ; de plus la structure des molaires nous offre une complication également très progressive : dans l'espèce *angustidens* et ses mutations, les molaires qui précèdent la dernière sont composées de trois rangées transverses de mamelons, d'où le nom de structure *trilophodonte* qui a été parfois élevée au rang de sous-genre sous le nom *Trilophodon;* dans l'espèce *longirostris*, ces mêmes molaires ont quatre rangées de mamelons, d'où le nom subgénérique de *Tetralophodon.* Mais en étudiant les Mastodontes de ce rameau qui se rencontrent dans les couches les plus élevées du Miocène moyen, à Villefranche d'Astarac dans le Gers par exemple, on constate que le talon de la dernière molaire se dédouble, de telle sorte que l'on y peut compter à volonté une colline de plus ; grâce à cette mutation intermédiaire, la distinction entre le genre *Trilophodon* et le genre *Tetralophodon* devient tout à fait illusoire. Par contre, dans les petites formes du Miocène inférieur, la dernière rangée de mamelons diminue d'importance à la dernière molaire et peut être considérée dans certains spécimens comme un simple talon : un Mastodonte chez lequel la dernière molaire ne porte ainsi que trois rangées de mamelons

se rapproche visiblement du type de structure normale du genre *Palæomastodon*, de l'Oligocène moyen du Fayoum. Pourtant dans l'état actuel de nos connaissances, ce genre peut encore être facilement séparé des vrais *Mastodon* par sa faible taille, par sa dernière molaire bien plus simple, et surtout par la présence de cinq molaires en fonction simultanée sur chaque mâchoire. Mais cette facilité de diagnose des deux genres tient tout simplement à ce que quelques-unes des mutations intermédiaires nous font encore défaut; lorsque nous connaîtrons les représentants de ce même rameau dans l'Oligocène moyen et supérieur, il ne sera sans doute plus possible de déterminer où finit le *Palæomastodon*, où commence le vrai Mastodonte.

Ces difficultés inextricables dans la division des rameaux phylétiques en genres et en espèces susceptibles d'une diagnose précise, tiennent, à notre avis, à ce que les paléontologistes persistent à désigner sous le même nom des choses toutes différentes : d'une part, l'espèce et le genre à une époque déterminée; de l'autre, l'espèce et le genre dans le temps. Pour aider le lecteur à comprendre et à apprécier l'importance de cette distinction, nous dresserons le petit tableau schématique suivant :

Soient : A, A^1, A^2, trois espèces d'un genre actuel; B, B^1, deux espèces d'un second genre, et une espèce d'un troisième genre également actuel. D'après les lois que nous avons admises au sujet de la variation dans la nature vivante, ces genres et ces espèces sont faciles à caractériser, puisqu'il n'y a généralement aucun passage entre eux. Établissons d'autre part les rameaux phylétiques de chacune de ces espèces

en utilisant les formes représentatives de chaque rameau à travers une série de périodes géologiques. Nous aurons ainsi une sorte de construction rectangulaire dans laquelle les lignes horizontales représenteront les faunes d'une même époque, et les lignes verticales les formes successives d'un même rameau à travers le temps.

RAMEAUX PHYLÉTIQUES.	A	A^{1}	A^{2}	B	B^{1}	C	Faune	actuelle.
	A^{a}	A^{1a}	A^{2a}	B^{a}	B^{1a}	C^{a}	—	pliocène.
	A^{b}	A^{1b}	A^{2b}	B^{b}	B^{1b}	C^{b}	—	miocène.
	A^{c}	A^{1c}	A^{2c}	B^{c}	B^{1c}	C^{c}	—	oligocène.
	A^{d}	A^{1d}	A^{2d}	B^{d}	B^{1d}	C^{d}	—	éocène.
	A^{e}	A^{1e}	A^{2e}	B^{e}	B^{1e}	C^{e}	—	crétacée.

On voit, par ce schéma très simple, que les espèces et les genres de la nature actuelle, ou, ce qui revient au même, celles de chacune des faunes qui se sont succédé dans la vie de la terre, comprennent une *tranche horizontale* découpée à travers une série de rameaux évoluant parallèlement et le plus souvent sans aucun point de contact connu ; de là résulte une facilité relativement très grande à établir des coupures naturelles.

Lorsqu'il s'agit, au contraire, des rameaux phylétiques, on a affaire à des *tranches verticales* composées d'une série de formes étroitement apparentées par voie de descendance directe, et reliées de couche en couche par des transitions insensibles. On ne saurait donc s'étonner des difficultés ou même de l'impossibilité où se trouvent les paléontologistes pour établir des coupures dont les limites deviennent ici artificielles et flottantes et qui sont contraires à l'essence même de la constitution de ces rameaux. On ne pourra, à notre avis, sortir de ces difficultés

qu'en adoptant résolument une nomenclature différente de la nomenclature zoologique. C'est ce qu'avaient très bien compris Waagen et Neumayr, en proposant de substituer au mot *espèce* le terme de *mutation* ascendante ou descendante; rien n'empêche alors, puisqu'on n'est plus gêné par la comparaison avec la valeur de l'espèce actuelle, de donner un nom distinct à chaque mutation bien constatée et de multiplier ces noms autant qu'il sera nécessaire pour désigner les étapes successives de l'évolution d'un même rameau. Quant aux rameaux phylétiques eux-mêmes, qui ne correspondent nullement à la conception du *genre* dans la nature vivante, il serait très simple de leur appliquer le nom de *rameau* ou si l'on veut de *phylum* qui a déjà été employé par les paléontologistes allemands et qui prendrait plus aisément une acception internationale. Nous sommes convaincus que les travaux paléontologiques gagneraient beaucoup en clarté et en précision par la mise en pratique de cette simple réforme de nomenclature.

LIVRE V

LES CAUSES DE L'EXTINCTION DES ESPÈCES

CHAPITRE XIX

La loi d'augmentation de taille dans les rameaux phylétiques.

Généralité de la loi. — Difficultés spéciales chez les Invertébrés. — Exemples de la loi d'accroissement chez les Vertébrés inférieurs. — La loi considérée comme critérium de l'évolution des rameaux chez les Mammifères. — Exemples chez les Proboscidiens, les Lophiodontidés. — Y a-t-il quelquefois diminution de taille ? — Les Éléphants nains des îles de la Méditerranée.

A diverses reprises, au cours du chapitre précédent, consacré à l'étude des rameaux phylétiques, nous avons eu l'occasion de signaler en passant le fait de l'augmentation graduelle de la taille des mutations d'un même rameau, en s'élevant des formes les plus anciennes vers les plus récentes. Cette loi, que nous désignerons simplement sous le nom de *loi d'augmentation de taille dans les rameaux phylétiques*, est l'une des plus curieuses et des plus im-

portantes par sa généralité, qui ait été mise en lumière par les travaux des paléontologistes modernes. Elle s'observe presque indistinctement dans toutes les classes du règne animal, mais elle présente des applications plus nombreuses et plus nettes dans le groupe des Vertébrés que dans celui des Invertébrés.

Des conditions particulières aux Invertébrés compliquent, en effet, chez ces animaux, la mise en évidence de la loi d'accroissement progressif. Les rameaux phylétiques y sont beaucoup plus nombreux, plus serrés, et il semble que les paléontologistes n'aient point fait depuis les tentatives remarquables de Waagen, de Neumayr, de Wurtenberger, de Mojsisovics, de Hyatt, tout l'effort nécessaire pour reconstruire avec précision les rameaux et sous-rameaux parallèles, qui représentent l'évolution d'un genre tant soit peu touffu. En général, on s'est trop pressé de vouloir établir les rapports généalogiques des grands genres et des familles au lieu de suivre pas à pas avec patience la série des mutations graduelles d'un type spécifique donné. Tels grands genres, comme le genre *Hoplites* dans les Ammonites, le genre *Cerithium* dans les Gastropodes, le genre *Pecten* ou *Trigonie* dans les Lamellibranches, comprennent chacun peut-être plus d'une vingtaine de rameaux phylétiques indépendants, qu'il serait nécessaire de reconstruire d'une manière solide avant de pouvoir raisonner sur la phylogénie du genre. De plus, chez les Invertébrés, les rameaux phylétiques à évolution très lente ou presque nulle semblent plus fréquents que chez les Vertébrés. Des nombreux genres de Foraminifères et de Radiolaires se retrouvent avec des

formes et des dimensions identiques depuis les temps primaires jusqu'à l'époque actuelle. Nous avons déjà cité plus haut des faits de même ordre chez les *Cidaris*, les *Lingules*, les *Crania*, les *Nucula*, les *Mytilus*, les *Acmæa*, les *Capulus*, les *Estheria*, les *Cypridina*, etc. Enfin, dernière condition qui n'est pas négligeable, il est souvent difficile de décider si tel échantillon fossile que l'on recueille a atteint le maximum de taille de l'espèce qu'il représente, ou s'il était susceptible de grandir encore au cours de son évolution individuelle. C'est là un cas très fréquent pour les coquilles des Nautilidés ou des Ammonéens, qui construisent des loges successives d'habitation au cours de leur croissance, et dont les caractères de sénilité, effacement de l'ornementation, enroulement irrégulier, ne sont pas toujours faciles à reconnaître.

Malgré ces difficultés, la loi de progression de la taille se vérifie cependant avec netteté dans un certain nombre de phylums des Invertébrés. Dans l'ordre des Foraminifères, nous pourrons citer le rameau phylétique des Orbitolines, qui se développe du Barrémien au Cénomanien : dans le Barrémien et l'Aptien inférieur, on trouve de petites Orbitolines de quelques millimètres de diamètre qui ont reçu les noms de *Orbitolina conoidea ;* à l'extrémité terminale du rameau, dans le Cénomanien, les Orbitolines sont représentées par l'*Orbitolina concava*, forme très déprimée et pouvant atteindre jusqu'à près de trois centimètres de diamètre, dimension gigantesque pour un Foraminifère; entre ces formes extrêmes, on observe dans l'Aptien supérieur et le Gault, en particulier dans les montagnes de la Clape et des Corbières, toute une série de mutations intermédiaires de taille

croissante à mesure qu'on s'élève, et qui rendent tout à fait illusoire et artificielle la séparation spécifique entre les *Orbitolina discoidea* et *concava*. Les Foraminifères de la famille des Orbitoïdés et, en particulier, les Lépidocyclines oligocènes nous offriraient une progression analogue; les formes de grande taille de ce rameau se rencontrent dans les couches terminales de l'Aquitanien, par exemple de la région du Vicentin. Dans la grande classe des Échinides, le genre *Clypeaster* débute par des formes de taille médiocre dans l'Éocène de la Haute-Italie et de l'Égypte, pour atteindre dans le Miocène les dimensions considérables des *Clypeaster altus*, *crassicostatus* et *ægyptiacus* de Malte, du bassin de Vienne et des environs de Gizeh. De même, les petits *Megalodon* du Dévonien annoncent et précèdent les énormes coquilles triasiques de ce genre. Les coquilles de la tribu des Dicératinés qui, avec les genres *Diceras* et *Heterodiceras* peuplaient les récifs coralliens du Jurassique supérieur, atteignent dans le récif tithonique de l'Échaillon les étonnantes dimensions de certains échantillons du *Diceras Luci* qui font partie des collections de l'Université de Grenoble : on peut même tirer argument de ces énormes *Diceras* pour affirmer que ce rameau n'a pas dû avoir de descendant direct dans le Crétacé. Les Ammonites, malgré les conditions défavorables signalées plus haut, nous montrent dans les mutations terminales de quelques rameaux des espèces de très grande taille, par exemple les *Pinacoceras* du Trias, les *Arietites* du Lias, les *Stephanoceras* du Portlandien, les *Ancyloceras* de l'Aptien, les *Scaphites* du Sénonien, les *Pachydiscus* des

couches terminales de la craie supérieure ; c'est par ce dernier genre, composé de formes de grande taille et aux caractères séniles que paraît s'épuiser définitivement l'activité évolutive du grand groupe des Ammonéens. Enfin, nous indiquerons encore dans la grande classe des Crustacés l'intéressant petit rameau des Limulidés qui débute dans le Trias par de toutes petites formes telles que *Limulus priscus* du Muschelkalk de Bayreuth, se continue dans le Jurassique supérieur par des types de taille moyenne, comme le *Limulus Walchi* de la pierre lithographique de Solenhofen, puis par le *Limulus Decheni* de l'Oligocène et atteint l'apogée de ses dimensions dans le *L. polyphæmus* vivant dans le golfe du Mexique.

Les Vertébrés inférieurs nous fourniront à leur tour de nombreux exemples de la loi de progression de la taille dans chaque rameau. Les Requins du genre *Carcharodon* comptent, dès l'Éocène inférieur, des espèces de taille moyenne comme le *Carcharodon appendiculater* des plus plates de Tunisie, se continuent dans l'Éocène moyen et l'Oligocène en augmentant de grandeur et atteignant dans le Miocène et le Pliocène les dimensions effrayantes du *Carcharodon megalodon* dont certaines dents triangulaires, hautes de douze centimètres, indiquent un Requin d'environ vingt mètres de longueur totale. On connaît dans les formations primaires, depuis le Silurien supérieur jusqu'au Permien, un groupe de Poissons Élasmobranches, les *Acanthodés*, caractérisés par leur peau finement chagrinée et leur nageoires soutenues par un fort rayon épineux ; les formes représentatives du groupe dans le grès rouge dé-

vonien, telles que l'*Acanthodes Mitchelli*, sont de tout petits Poissons dont le corps n'excède pas sept centimètres de longueur; si on s'élève dans le Carbonifère, l'*Acanthodes Wardi* atteint vingt-sept centimètres et certaines épines impaires de Poissons de ce même groupe, connues sous le nom de *Gyracanthus*, indiquent dans le Houiller et le Permien des espèces de dimensions encore plus grandes.

Le groupe des Dipneustes nous présente dans l'ordre des Sirénoïdes, des faits de même ordre : le genre le plus ancien, le *Dipterus* de l'époque dévonienne, porte sur chacune des branches de ses mâchoires une grosse dent dont la surface est ornée d'une dizaine d'arêtes d'émail à bords crénelés : ces grandes plaques dentaires n'ont guère plus d'un centimètre dans le *Dipterus Valenciennesi* du vieux grès rouge d'Écosse ; les plaques dentaires presque identiques que l'on trouve dans le Houiller d'Angleterre, et qui ont reçu le nom de *Ctenodus* mesurent jusqu'à 6 centimètres ; les premières correspondent à un Poisson de 50 centimètres au plus, les secondes à un animal dépassant $1^{m},50$ de longueur totale.

Les Amphibiens paléozoïques désignés sous le nom général de Stégocéphales, en raison des plaques dermiques osseuses qui forment un véritable bouclier céphalique, ont vécu du Carbonifère à la fin du Trias. L'ensemble du groupe présente une progression de taille des plus régulières depuis les petites formes du Carbonifère inférieur jusqu'aux types gigantesques de Trias supérieur de Souabe. Mais il s'agit là d'un groupe très touffu et composé évidemment d'un grand nombre de rameaux parallèles. En

nous limitant au seul sous-ordre des Labyrinthodontes, dont les dents coniques sont ornées de sillons profonds et méandriformes, nous pourrons noter dans le houiller d'Angleterre les genres *Loxomma* et *Anthracosaurus* dont le crâne atteint déjà de 30 à 35 centimètres de longueur, ce qui, soit dit en passant, permet de prévoir la découverte future d'ancêtres plus petits dans le Dévonien et le Silurien; mais ces animaux de taille déjà respectable sont de beaucoup surpassés par les Labyrinthodontes triasiques, le *Capitosaurus* le *Metopias* et surtout par le gigantesque *Mastodonsaurus*, dont le crâne mesurait près d'un mètre.

Mais c'est surtout chez les Mammifères que la loi d'accroissement de taille se présente avec le plus de netteté, au point de pouvoir être utilisée par les paléontologistes modernes comme un véritable critérium pour la reconstruction des rameaux philétiques. Nous devons nous limiter ici à quelques exemples des plus remarquables. Nous avons déjà indiqué plus haut l'évolution progressive de la taille dans le rameau des *Brachyodus* depuis le *Catodus Rutimeyeri* de la dimension d'un petit Lièvre, jusqu'au gigantesque *Brachyodus onoidens* qui atteint la taille d'un grand Rhinocéros. Si l'on veut bien se reporter au tableau qui indique l'évolution des rameaux des Proboscidiens, on pourra également constater une progression de taille très régulière dans plusieurs branches: celui des *Dinotherium*, depuis le petit *Dinotherium Cuvieri* de l'Orléanais jusqu'au *Dinotherium gigantissimum* de Roumanie, forme géante de tout le groupe. De même le rameau des Mastodontes à molaires composées de mamelons arrondis

débute dans l'Oligocène d'Égypte par le *Palæomastodon Beadnelli* dont la taille, relativement petite pour un Proboscidien, n'excède pas celle d'un tout petit Rhinocéros; puis vient dans le Burdigalien la mutation *pygmæus* du *Mastodon angustidens;* ensuite le type normal de cette espèce dans le Miocène moyen de Sansan ; puis les formes plus grandes et à molaires plus compliquées de Villefranche d'Astarac, enfin le grand *Mastodon longirostris* du Miocène supérieur et le non moins grandiose *Mastodon arvernensis* du Pliocène.

Nous exposerons enfin, avec quelques détails, un dernier et intéressant exemple de cette même évolution, celle des *Lophiodontidés*, qui vont nous permettre de préciser et de mieux comprendre le mécanisme général qui règle l'évolution de presque tous les groupes d'animaux fossiles. Les Lophiodontidés sont des Ongulés à doigts impairs très répandus en Europe à l'époque Éocène ; ils forment une petite famille naturelle composée de deux phylums principaux celui des *Chasmotherium* et celui des *Lophiodon*, ce dernier comprenant lui-même trois sous-rameaux parallèles à évolution indépendante. Le tableau suivant indique la série des mutations des divers rameaux à travers les étages Yprésien, Lutécien et Bartonien.

	RAMEAU CHASMOTHERIUM	RAMEAU LOPHIODON		
ÉTAGE BARTONIEN	*C. Cartieri..*	*L. lautricense . .*	L. *Thomasi..*	*L. leptorhyncum.*
ÉTAGE LUTÉCIEN SUPÉRIEUR.	*C. Cartieri..*	*L. rhinocerodes..* *L. tapiroides. . .* *L. isselense.. . .*	*L. parisiense.*	*L. occitanicum.*
ÉTAGE LUTÉCIEN INFÉRIEUR.	*C. minimum.*	»	*L. medium. .*	*L. subpyrenaicum*
ÉTAGE YPRÉSIEN.	*C. Stehlini. .*	*L. remense. . . .*	*L. remense. .*	

Les *Chasmothérium* diffèrent des *Lophiodon* surtout parce que leurs prémolaires sont plus compliquées et pourvues de deux collines internes comme les arrière-molaires ; quoique contemporains des *Lophiodon*, ils sont parvenus à un état d'évolution plus avancé au point de vue de l'uniformité de structure de leur dentition, c'est-à-dire de la tendance à l'*homœodontie.* Le rameau des *Chasmotherium*, maintenant très bien connu dans la série de ses mutations, débute brusquement à la fin de l'étage Yprésien par le petit *Chasmotherium Stehlini* de Cuis et se continue avec une augmentation de taille graduelle jusqu'au *Chasmotherium Cartieri* du Bartonien supérieur de Robiac, avec lequel il s'éteint définitivement. La vitesse d'accroissement de grandeur de ce rameau est faible, la dernière mutation étant à peine deux fois plus forte que la première.

Les trois rameaux des *Lophiodon* sont en retard sur celui du *Chasmotherium* au point de vue de l'uniformisation de structure des prémolaires et des molaires ; c'est à peine si les deux mutations de leurs rameaux, le *Lophiodon lautricense* et le *Lophiodon Thomasi* commencent à entrer dans cette voie au moment même où ils vont s'éteindre. Les trois rameaux obéissent d'ailleurs à la loi de l'augmentation de grandeur, mais avec des vitesses très inégales : le premier s'accroît avec une rapidité extrême ; partant du petit *Lophiodon remense* dont la taille est est à peu près celle d'un Tapir, il aboutit rapidement à de grandes formes, comme le *Lophiodon* d'Issel, et se termine par une mutation géante, le *Lophiodon* de Lautrec qui dépasse les dimensions des plus grands Rhinocéros actuels. Le deuxième

rameau évolue beaucoup moins vite : partant sans doute d'un point commun avec le rameau précédent, il n'aboutit avec le *Lophiodon Thomasi* qu'à un animal atteignant à peine la moitié de la taille du *Lophiodon lautricense*. Enfin le troisième rameau se compose de toutes petites formes, parce que son évolution de grandeur est très lente ; il débute dans l'état de nos connaissances, par une mutation, le *Lophiodon subpyrvenaicum*, plus petite que la mutation initiale des deux autres rameaux et se termine par le *Lophiodon leptorhynchum* qui est à peine un peu plus fort que le *Lophiodon remense*.

Ainsi les quatre rameaux phylétiques aujourd'hui connus de la famille des *Lophiodontidés* se conforment tous à la loi de l'augmentation de grandeur, mais avec une intensité très inégale. On pourrait même concevoir un cinquième rameau, dans lequel l'accroissement serait encore plus faible ou même presque nul. Et ce n'est pas là un simple fait exceptionnel ; nous pourrions citer un grand nombre de familles de Mammifères tertiaires, les Paléothéridés, les Anthracothéridés, les Rhinocéridés, les Amphicyonidés, les Viverridés, les Mustélidés, les Félidés, etc., dans lesquelles la loi de l'augmentation de taille s'applique dans des conditions presque semblables à celles des Lophiodontidés, c'est-à-dire que certains rameaux, doués d'une puissance évolutive très grande, se poussent rapidement jusqu'au gigantisme, tandis que d'autres prennent une marche plus modérée, et que d'autres enfin se maintiennent à peu près sans augmentation de grandeur. C'est pour cela que l'on observe presque constamment dans une même famille naturelle, et à

une même époque, des types de grande taille, des formes moyennes et des formes petites ou naines. La nature actuelle nous en fournit de nombreux exemples dans les Félins, les Cerfs, les Antilopes, et on peut dire, en généralisant, dans tous les groupes quelconques du règne animal.

On pourrait, il est vrai, faire à cette interprétation une objection de principe assez spécieuse. Pourquoi la différenciation de la taille que l'on observe dans presque toutes les familles d'animaux vivants ou fossiles serait-elle obtenue uniquement par le processus indiqué plus haut de l'accroissement à vitesse inégale de plusieurs rameaux parallèles, au lieu de se produire par dégénérescence, c'est-à-dire par diminution de grandeur de certains rameaux? Peut-on établir, dans l'état actuel de la paléontologie, l'existence de rameaux phylétiques dont les mutations successives montrent un décroissement graduel de la grandeur du corps ? Cela nous paraît peu probable, bien qu'on ait essayé, à diverses reprises, d'invoquer des faits de cette nature. L'un des plus classiques est celui des Eléphants nains qui ont été découverts dans plusieurs îles de la Méditerranée, l'*Elephas melitensis* à Malte, l'*Elephas mnaidriensis* en Sicile ; enfin, d'autres formes analogues dans l'île de Chypre, en Sardaigne, en Grèce, à Gibraltar. Ces Eléphants nains, dont quelques-uns ne dépassent pas la taille d'un poney, sont d'un âge géologique récent, remontant au plus au début du Quaternaire ; ils se rattachent au rameau du gigantesque *Elephas antiquus*, dont Pohlig et, avec lui, presque tous les paléontologistes les ont considérés insulaire. Mais, dans ces derniers temps, Miss Bate a

donné du *nanisme* des Éléphants des îles méditerranéennes une explication, à notre sens, plus satisfaisante. Comment admettre, tout d'abord, qu'une grande terre comme la Sicile ait été incapable de procurer à des Eléphants une nourriture suffisante comme des *races dégénérées* par un long isolement pour maintenir leur vitalité et leur grandeur? Cette raison pourrait peut-être paraître séduisante pour de toutes petites îles ; elle ne peut l'être pour des îles aussi étendues. Il semble plus rationnel de considérer, au contraire, l'*Elephas melitensis* et les autres mutations un peu plus grandes comme les formes primitives du rameau de l'*Elephas antiquus* qui se seraient trouvées isolées dans ces îles par des événements géologiques et qui auraient trouvé dans cette dissociation de leur aire géographique une cause particulière de conservation. Un raisonnement analogue pourrait servir à l'interprétation du petit Hippopotame de Madagascar, du petit *Tapirus Bairdi* de l'Amérique centrale, etc., sans avoir à faire intervenir une *loi de décroissance* qu'aucune observation précise ne nous paraît justifier.

CHAPITRE XX

La loi de spécialisation des rameaux phylétiques.

Spécialisation progressive des rameaux. — Spécialisation d'organes à diverses fonctions. — Patte coureuse des Ongulés. — Membres nageurs des Siréniens. — Palette natatoire des Ichthyosaures. — Production d'armes offensives ou défensives. — Spécialisations non fonctionnelles : ligne de suture et déroulement des Ammonites. — Les Rudistes. — Sénilité des rameaux.

En même temps que les mutations d'un même rameau augmentent de taille en évoluant, elles sont soumises à une autre loi, qui est celle d'une spécialisation de plus en plus marquée dans un même sens. Ce phénomène n'avait pas échappé à la sagacité de Cope, qui l'avait formulé sous une forme un peu différente et pour ainsi dire inverse : celle de la *loi de non-spécialisation.* Seuls, d'après cette loi, sont susceptibles d'une évolution ultérieure les types organiques qui ne se sont point spécialisés. Depuis Cope, la spécialisation progressive des rameaux phylétiques a été l'objet d'un très grand nombre de travaux dans tous les groupes d'animaux fossiles; mais là encore, comme pour l'augmentation de grandeur, les exemples les plus

probants nous seront fournis par les animaux Vertébrés.

D'une manière générale, la spécialisation ne porte pas sur l'ensemble de l'organisme, mais seulement sur un organe ou sur un groupe d'organes plus ou moins liés ensemble au point de vue fonctionnel. C'est qu'en effet, dans les cas les plus fréquents, la spécialisation ne semble avoir d'autre but que le perfectionnement graduel d'une fonction déterminée, la natation, le vol, le saut, la course, etc. Dans ce dernier ordre d'idées, tous les naturalistes connaissent les belles recherches de Kowalevsky et de Cope sur la transformation progressive de la patte *plantigrade* et à cinq doigts des Ongulés primitifs en une patte *semi-plantigrade*, puis *digitigrade*, et enfin en la patte *onguligrade* à un ou deux doigts de beaucoup d'Ongulés modernes. Cette transformation s'effectue : 1° par le relèvement graduel des métapodes, dont la position se rapproche de plus en plus de la verticale ; 2° par l'allongement de ces métapodes, accompagné d'un allongement corrélatif du membre tout entier; 3° par le renforcement de certains métapodes et doigts, aux dépens des métapodes et doigts voisins, qui se réduisent et finissent par disparaître ; 4° par déplacement latéral et enchâssement plus solide des os du carpe et du tarse, disposés primitivement en rangées parallèles ; 5° enfin, par soudure de diverses parties d'abord séparées du carpe, du tarse et du métapode. Kowalevsky, Cope et Osborn ont tenté d'ingénieuses explications mécaniques de ces phénomènes d'adaptation à la course, c'est-à-dire à une spécialisation qui s'est produite parallèlement

au cours des âges et avec une allure plus ou moins rapide dans les rameaux les plus divers des Imparidigités ou des Paridigités.

Les Siréniens nous offrent, de leur côté, un merveilleux exemple d'une adaptation de mieux en mieux spécialisée de leurs organes au milieu aquatique. Toutes les données paléontologiques, relatives à ce groupe, qui habite actuellement les rivages marins et l'embouchure des grands fleuves (Sirène et Lamantin), sont en faveur de l'hypothèse d'Owen et de Flower, qui considèrent ces êtres comme d'anciens Ongulés terrestres, devenus aquatiques, et chez lesquels la forme du corps, la peau, le système dentaire, le crâne, et surtout les membres, ont subi des modifications en rapport avec leur nouveau milieu. Le genre le plus primitif, et sans doute le plus ancien, le *Prorastomus*, de l'Eocène de la Jamaïque, se distingue de tous les autres Siréniens par une dentition d'Ongulé presque normale, avec des incisives et des canines en fonction aux deux mâchoires, des molaires à crêtes transverses, des intermaxillaires petits et non déjetés en bas, comme cela existe chez l'*Halitherium* oligocène, où les incisives deviennent en même temps rudimentaires et sans usage, et où la canine se transforme en une paire de très fortes défenses. Une modification fonctionnelle plus importante encore se produit dans les membres : le membre antérieur, organe essentiel de la propulsion dans l'eau, conserve sa structure normale, sauf que les métacarpiens et les phalanges s'allongent pour soutenir une rame puissante ; par contre, le membre postérieur devenu inutile dans un corps allongé et pisciforme, s'atrophie graduelle-

ment : dans l'*Halitherium* oligocène et miocène, il existe un petit bassin creusé d'une petite cavité cotyloïde et pourvu d'un fémur mince en forme de baguette : dans le *Metaxytherium* du Pliocène, le bassin persiste et montre encore un certain élargissement au niveau de l'ilium ; mais il n'y a plus de cavité cotyloïde ni de fémur; dans la Sirène ou *Halicore* actuelle, le bassin a presque disparu et il est remplacé par une paire d'os grêles, en forme de baguette, réunis par une symphyse, et correspondant au seul ischion. Comme pour les Ongulés, la spécialisation des Siréniens s'est produite parallèlement dans les divers rameaux phylétiques qui représentent l'évolution de cet ordre.

Les deux exemples précités nous montrent une spécialisation fonctionnelle obtenue par un *processus de réduction* de certains organes. D'autres fois, au contraire, il y a *multiplication* anormale de certains éléments : tel est le cas que nous offre la structure spéciale de la palette natatoire chez les Ichthyosauridés : l'humérus est un os court et aplati; puis viennent de nombreuses rangées de plaquettes polygonales presque semblables entre elles, où l'on a quelque peine à reconnaître le radius et le cubitus; deux rangées d'os du carpe, une rangée de métacarpiens et de nombreuses phalanges formées d'osselets de plus en plus petits, vers l'extrémité du membre. La spécialisation la plus remarquable de cette patte natatoire, entourée d'une peau commune consiste dans le nombre indéterminé des doigts qui peuvent aller jusqu'au chiffre de huit ou neuf dans certaines espèces ; c'est là une particularité unique qui avait beaucoup frappé Hæckel et Gegenbaur, et

les avait amenés à détacher les Ichthyosaures des autres Reptiles pour les faire dériver des Sélaciens. Baur y voit, au contraire, comme pour les nageoires des Cétacés, une simple adaptation secondaire à la vie aquatique et considère les Ichthyosaures comme les descendants très spécialisés de Reptiles terrestres plus ou moins apparentés aux types primitifs de l'ordre des Rynchocéphaliens. Les Mammifères marins de la famille des Baleines présentent une spécialisation de leur membre antérieur qui ne manque pas d'analogie avec celle des Ichthyosaures, bien que le nombre des doigts s'y maintienne au chiffre normal de cinq.

La transformation du membre antérieur des Vertébrés en organe de vol nous montrerait de même une spécialisation par *atrophie* de la main chez les Oiseaux et, au contraire, par développement exagéré et *multiplication* des phalanges du cinquième doigt chez les Reptiles volants ou Ptérosauriens des temps secondaires.

Un autre mode de spécialisation commun à un grand nombre de rameaux phylétiques consiste dans la production d'armes offensives ou défensives poussées jusqu'à la perfection la plus remarquable. Dans cet ordre d'idées rentre la différenciation, chez les Carnassiers, des dents canines en poignards aigus, à bords parfois tranchants et crénelés. Les groupes les plus divers, les Stégocéphales, les Théromorphes, les Dinosauriens, les Mammifères présentent des exemples de cette différenciation de la dent canine; on peut indiquer comme degrés extrêmes de spécialisation la formidable dent en lame de sabre recourbé du *Mégalosaure* jurassique et la

canine plus terrible qu'ont porté, vers la fin des temps tertiaires, et jusqu'au Quaternaire, les grands félins du rameau éteint des *Machairodus*. D'autres productions dentaires encore plus spécialisées sont les défenses, qui atteignent, dans le groupe des Proboscidiens, leur maximum de puissance ; chez le *Mastodon arvernensis*, la défense supérieure, presque droite, mesurait une longueur d'environ trois mètres et chez les grandes espèces d'Éléphants fossiles, l'Éléphant méridional, l'Éléphant antique et le Mammouth, les défenses également recourbées en spirale ou en lyre, atteignaient des proportions non moins gigantesques.

On est véritablement en droit de se demander de quelle utilité pouvaient être, pour ces animaux, des armes aussi encombrantes.

Les productions osseuses ou dermiques, désignées sous le nom de cornes ou de bois, montrent aussi des particularités très curieuses dans un grand nombre de rameaux. On connaît même une Ammonite, le *Schlænbachia inflata*, du Gault supérieur, dont la coquille adulte porte sur sa carène médiane une véritable corne recourbée ou même spirale, rappelant la forme d'une corne de bélier. Chez les Vertébrés terrestres, il existe des animaux cornus dans presque tous les groupes. Une gigantesque tortue de terre, la *Miolania*, des dépôts quaternaires du Queensland, porte sur son crâne neuf chevilles osseuses plus ou moins saillantes, dont deux dirigées sur le côté, sont de véritables cornes revêtues de plaques épidermiques pendant la vie de l'animal. Dans les Dinosauriens carnassiers ou Théropodes, le *Ceratosaurus*, du Jurassique supérieur du Colorado, portait

sur la ligne médiane du nez une haute crête osseuse allongée et étroite, qui est une véritable corne nasale.

L'éminent paléontologiste américain, Marsh, nous a fait connaître, sous le nom de *Cératopsidés*, toute une famille de grands Dinosauriens herbivores, dont le crâne, étrangement cornu, porte, chez le *Triceratops*, une petite corne nasale bifide, deux énormes cornes frontales osseuses surmontant l'orbite, plus toute une série de petites cornes pariétales, d'origine dermique, qui ornent comme une couronne demi-circulaire les côtés et la partie postérieure de la tête.

La classe des Oiseaux ne nous présente guère que la protubérance céphalique du Casoar à casque. En revanche, les Mammifères montrent à ce point de vue une spécialisation des plus variées : tout le monde connaît les cornes nasale et frontale, de nature épidermique, de la famille des Rhinocéros ; les chevilles osseuses frontales des Antilopidés et des Bovidés ; enfin les prolongements osseux et élégamment ramifiés qui constituent les bois de nos Cervidés. Dans cette famille, la complication des bois a été poussée à l'extrême dans quelques espèces pliocènes, par exemple, le *Cervus dicranius*, du Val d'Arno, dont le crâne, exposé au musée de Florence, est un véritable buisson ramifié. Dans les temps géologiques, on trouve, à côté de ces groupes actuellement vivants, d'autres types d'animaux cornus. Les *Titanotherium*, gigantesques Imparidigités, presque de la taille de l'Éléphant, portaient à la limite des os frontaux et nasaux deux robustes cornes osseuses divergentes. Dans la famille

des Cervidés, le *Protoceras*, de l'Oligocène du Montana, portait, chez le mâle, trois paires de protubérances osseuses craniennes, une sur le bord antérieur du maxillaire, et deux inégales sur les os frontaux. Le *Sivatherium*, du Miocène de l'Inde, voisin des Girafes, présente aux angles externes des frontaux deux puissantes chevilles osseuses ramifiées et une autre paire à la partie antérieure du front. Enfin le rameau américain très spécialisé des *Dinoceras*, de l'ordre des Amblypodes, comptent parmi les Mammifères terrestres les plus colossaux et les plus étranges, grâce à leurs énormes canines supérieures en forme de poignard et à leurs trois paires de cornes échelonnées sur le dessus du crâne et à grandeur croissante d'avant en arrière.

En se plaçant sur le terrain de l'hypothèse darwinienne, il serait logique d'attribuer à la concurrence vitale la survivance de toutes ces formes très bien adaptées à leurs fonctions, ou très bien armées pour l'attaque et la défense et l'on serait même amené à voir dans la lutte pour l'existence la cause fondamentale du progrès de la spécialisation des organes dans un sens déterminé. Il semblerait donc *à priori* que les rameaux phylétiques les plus susceptibles de conservation dussent être ceux dont les mutations sont parvenues le plus rapidement à une forte taille, à une adaptation parfaite à leurs besoins, à une puissante armure offensive ou défensive. Nous verrons un peu plus loin, en étudiant les causes d'extinction des espèces, que le problème est loin d'être aussi simple et qu'un degré de spécialisation trop avancé, si utile semble-t-il devoir être à l'animal qui en est doué, est, au contraire, en

règle générale, une cause de dépérissement et de mort.

C'est qu'en effet la loi générale qui pousse les rameaux phylétiques à marcher vers une spécialisation de plus en plus grande de quelques-uns au moins des traits de leur structure, ne semble pas toujours être en relation évidente avec la simple satisfaction des besoins fonctionnels et avec une meilleure adaptation au milieu. Considérons, par exemple, les caractères de l'évolution dans les innombrables rameaux des Ammonites : l'un des phénomènes les plus habituels de cette évolution consiste dans une complication graduelle et de plus en plus grande du dessin de la *ligne de suture*, c'est-à-dire de l'intersection des cloisons séparatives des loges d'habitation avec la paroi externe de la coquille. Ces cloisons successives sont sécrétées par le manteau de l'animal dont le bord plus ou moins découpé et lacinié, traduit sa forme dans la ligne suturale de la coquille. La découpure plus ou moins compliquée du bord du manteau constitue, il faut en convenir, un caractère zoologique d'une importance bien faible et dans lequel il est difficile de voir un progrès pour le rameau et une meilleure adaptation à des besoins physiologiques. Et cependant, la complication progressive des *lobes* et des *selles* de la ligne suturale se présente comme une règle dans tous les phylums des Ammonites, au point que les caractères tirés de la forme des cloisons ont été choisis par les paléontologistes comme la base la plus essentielle pour l'établissement des genres et des familles. La complication des cloisons nous apparaît donc comme une phase normale, avancée, ou si l'on veut, hau-

tement spécialisée de l'évolution de chaque rameau des Ammonéens.

On pourrait en dire presque autant, mais avec peut-être moins de généralité, pour le *déroulement* de la coquille des Ammonites, phénomène qui se présente à diverses époques et à des degrés divers, dans des rameaux tout à fait distincts. Nous nous bornerons à citer : à l'époque triasique, les genres *Rhabdoceras* et *Cochloceras* ; à l'époque rhétienne, les *Choristoceras ;* à l'époque Jurassique, les *Sphæroceras*, *Patoceras* et *Baculina*. Mais c'est surtout à l'époque Crétacée, c'est-à-dire vers la fin du règne des Ammonéens, que les phénomènes de déroulement de la spire atteignent leur maximum de fréquence avec les *Leptoceras*, les *Hamulina*, les *Crioceras*, les *Ancyloceras*, les *Macroscaphites*, les *Heteroceras* du Néocomien, les *Scaphites*, *Turrilites*, *Bostrychoceras* et *Baculites* de la Craie supérieure. Quelques paléontologistes, en particulier Steinmann, ont bien essayé de donner du déroulement des Ammonites une explication mécanique en soutenant que les coquilles fortement enroulées occupent le plus petit espace possible, sans diminuer leur liberté de mouvement. Mais cette explication paraît bien nuageuse et il semble qu'il vaille mieux considérer le déroulement comme un phénomène de spécialisation poussé à l'extrême, ou si l'on préfère avec von Mojsisovics, Pompecky et Hyatt, comme une *phase sénile* de l'évolution des rameaux.

Les Mollusques Lamellibranches de la famille des Chamacés nous fourniront, à l'époque secondaire, un exemple de spécialisation non moins remarquable et tout aussi peu succeptible d'une explica-

tion mécanique ou physiologique. Les Chames sont des coquilles inéquivalves, à épiderme lamelleux, à sommets légèrement contournés, qui ont vécu sans grands changements depuis la Craie jusqu'aux mers actuelles. Mais on voit apparaître, à partir du Jurassique supérieur — et sans qu'on puisse pour le moment leur assigner des formes ancestrales — un rameau des Chamacés, les *Dicératinés*, composé de coquilles de grande taille, épaisses, à sommets spiralés, rappelant les cornes de bélier, avec une grande dent cardinale en forme de gouttière. Ces *Diceras* ont peuplé les récifs coralliens jusqu'à la fin des temps Jurassiques. A partir du Crétacé inférieur, les rameaux des Chamacés se multiplient avec les *Valletia*, les *Requienia*, les *Monopleura*, les *Caprina* du Néocomien et de l'Urgonien et se spécialisent dans des directions multiples. Dans le Crétacé supérieur, la différenciation du groupe est encore plus marquée dans les étranges *Rudistes* où la coquille atteint un maximum d'inégalité des valves, la valve inférieure s'allongeant chez les Hippurites en une longue corne conique fixée par la pointe, tandis que la valve supérieure se réduit à un simple opercule ; en même temps, les dents cardinales et les lames myophores s'allongent en longues colonnettes qui pénètrent dans des cavités profondes de la valve inférieure. Nous sommes, avec ces coquilles, aussi loin que possible du type normal des Lamellibranches, et on ne saurait s'étonner que d'habiles naturalistes aient pu se méprendre sur les véritables affinités des Rudistes au point de les rapprocher des Brachiopodes ou des Polypiers. Ici encore, il est permis de dire que la haute spécialisation des

Radiolites et des Hippurites est une marque d'évolution très avancée ou de sénilité de ces rameaux.

Sans qu'il soit nécessaire de multiplier ces exemples, on voit que les rameaux phylétiques sont soumis à une loi générale qui les pousse plus ou moins rapidement, et souvent sans cause mécanique ou fonctionnelle apparente, vers un état de spécialisation de plus en plus accentué. Nous allons voir que cette spécialisation, loin d'être une cause de prospérité et de longue durée des rameaux, est au contraire une marque sénile qui annonce et précède de peu leur extinction.

CHAPITRE XXI

Les phénomènes de régression et de convergence.

Régression parasitaire et par fixation. — Organes rudimentaires. — Évolution progressive et régressive. — Régression fonctionnelle et non fonctionnelle. — Caractères régressifs des Ammonéens. — Phénomènes de convergence totale ou partielle. — Conclusions.

Tous les naturalistes savent que sous l'influence de conditions, parmi lesquelles dominent la *vie parasitaire* et la *fixation*, certains animaux, appartenant d'ailleurs aux groupes les plus variés, subissent au cours de leur vie individuelle des phénomènes d'arrêt de développement ou même de dégradation et de dégénérescence que l'on désigne sous le nom plus général de *phénomènes de régression*. La disparition des organes digestifs, la perte ou la transformation complète des appareils locomoteurs sont les marques les plus habituelles de cette régression, qui peut porter encore sur d'autres organes ou même sur l'organisme presque entier. Les Cirrhipèdes, tels que les Balanes et les Anatifes, sont un exemple classique de ces faits : après avoir

passé par un stade larvaire du type *Nauplius*, identique à celui des autres Crustacés inférieurs, puis par un stade semblable à celui que réalisent les *Cypris* adultes, l'animal se fixe, se déforme profondément et s'entoure d'une véritable coquille calcaire à pièces multiples qui longtemps a fait ranger cet ordre de Crustacés inférieurs parmi les Mollusques. La fixation de la larve libre de certains Lamellibranches, comme les Huîtres et les *Pecten*, entraîne également des modifications de structure régressives, il est vrai moins importantes. Jackson a montré que les formes jeunes de ces Mollusques étaient pourvues de byssus et de deux muscles adducteurs, alors que les formes adultes perdent par régression le byssus et le muscle antérieur, dont la disparition s'accompagne d'autres changements notables dans la forme générale du corps.

Les modes si variés de l'adaptation aux divers milieux ont entraîné, chez les animaux actuels, des cas innombrables de réduction qui se traduisent par la présence d'*organes rudimentaires* dont la signification ne peut être établie qu'en faisant appel à l'histoire géologique du groupe : tels sont les stylets osseux cachés sous la peau qui représentent les rudiments des doigts latéraux, libres chez les ancêtres du Cheval; tels encore les traces de germes dentaires que l'on découvre dans les mâchoires des jeunes Perroquets et qui sont un reste atrophié des dents persistantes à l'état adulte chez les oiseaux des temps secondaires; tels enfin le bassin réduit et dépourvu de membre des Siréniens et des Cétacés, ou l'œil pinéal de l'*Hatteria* caché sous une plaque dermique opaque et rappelant l'œil médian fonction-

nel de plusieurs Reptiles paléozoïques. Darwin et beaucoup d'autres naturalistes ont insisté avec raison sur ces faits bien connus, comme l'une des preuves les plus remarquables de l'hypothèse transformiste.

Cope s'est efforcé de montrer, avec de nombreux documents à l'appui, que l'évolution paléontologique des Vertébrés avait été tantôt *progressive* et tantôt *régressive*, cela veut dire que les nécessités de l'adaptation aux besoins ont entraîné tantôt l'augmentation des parties constitutives d'un appareil, tantôt, au contraire, la diminution du nombre de ces parties. Ainsi la main de l'Oiseau, avec ses trois métacarpiens et ses trois doigts à éléments soudés ou atrophiés, est en *réduction* par rapport à la main pentadactyle normale d'un Reptile ou d'un Primate; par contre, la palette natatoire à éléments multiples d'un Ichthyosaure répond à une adaptation *progressive*. Naturellement, la réduction ne porte que sur certains organes ou certains appareils : ainsi les Mammifères sont en régression sur les Reptiles sous le rapport de l'atrophie de la glande pinéale et de l'os coracoïde. Il n'y a, selon Cope, régression d'ensemble (dégénérescence) que lorsque la somme des soustractions est plus grande que la somme des additions[1].

Les phénomènes de régression ont donc joué dans l'évolution des animaux fossiles un rôle assez notable, que les paléontologistes modernes se sont efforcé de dégager, quelquefois, peut-être avec un peu

1. Nous renverrons à l'analyse que nous avons donné plus haut de l'œuvre de Cope pour plus de détails sur ces ingénieuses idées philosophiques du savant naturaliste américain.

d'exagération. Comme chez les animaux vivants, les caractères régressifs des êtres fossiles peuvent porter soit sur un seul organe, soit corrélativement sur un groupe d'organes ou d'appareils.

Un certain nombre de faits de régression s'expliquent aisément par des nécessités d'adaptation fonctionnelles. Nous nous bornerons à rappeler les exemples bien connus de la réduction des doigts latéraux chez les Équidés et les Ruminants, destinés à faciliter une course plus rapide; celle du bassin des Siréniens, des Cétacés, des Pythonomorphes, ayant pour but de concentrer l'effort de natation sur le membre antérieur et sur la queue. Les Tortues marines nous offrent, à cet égard, une complication assez spéciale : les Chélonides à habitat pélagique ont allégé, par régression, le poids de la boîte osseuse qui les enferme à l'aide d'espaces vides ou *fontanelles* placées sur les côtés de la carapace et sur le milieu du plastron; mais les Athèques ou Sphargides, sous l'influence d'une vie redevenue littorale, ont conservé le bouclier réduit des Chélones en le remplaçant par un bouclier secondaire de plaques dermiques polygonales qui se superpose sans se souder au rudiment du bouclier primaire.

Dans beaucoup d'autres cas, la régression se produit sans but apparent et comme la suite normale de l'évolution d'un groupe. Dans la classe des Céphalopodes en particulier, toute une série de faits ont été interprétés comme *caractères régressifs*. L'exemple le plus souvent cité est celui des Ammonites de la Craie supérieure (*Tissotia*), qui avaient été d'abord rapprochées des Cératites à cause de leur ligne de suture très simple, composée de selles entières et de

lobes légèrement denticulés; d'après Douvillé, il ne s'agit point là de descendants directs des Cératites triasiques, mais d'une régression qui a ramené à l'état adulte le stade Cératite de certains Ammonéens anciens. Même le genre *Neolobites* de l'étage Cénomanien constitue un dernier terme de cette régression où les selles et les lobes restent entiers et reviennent au stade Goniatite. De même l'effacement de l'ornementation qui s'observe dans les derniers tours de la plupart des genres d'Ammonites, ou bien le déroulement de la spire si fréquent dans diverses familles d'Ammonites crétacées, ont été souvent considérés comme des caractères régressifs. Les paléontologistes modernes y voient plutôt, avec Hyatt, l'indication d'une phase sénile ou *gérontique* qui reproduit, au moins d'une manière approchée, les phases infantiles ou *népioniques* par lesquelles débute l'évolution de chaque rameau. Nous reviendrons sur ces faits en étudiant les causes de l'extinction des espèces.

Cette tendance naturelle que présentent certains groupes d'animaux fossiles à modifier dans un même sens, et par une sorte de marche parallèle, les caractères de l'individu ou de l'ensemble du groupe, nous aidera à comprendre qu'il puisse se produire, dans certains cas, des *apparences* de rapprochement, de ressemblance ou même de confusion plus ou moins parfaite entre des espèces appartenant à des genres dont les points de départ auront été tout a fait distincts : ces faits curieux, étudiés avec soin par les paléontologistes modernes, ont reçu le nom de *phénomènes de convergence.*

Théoriquement une convergence absolument par-

faite, allant jusqu'à la confusion des caractères génériques, est, à notre avis, tout à fait invraisemblable, à moins qu'il ne s'agisse d'organismes extrêmement simples, comme le sont des *bacilles* ou des *micrococcus*, par exemple. La nature ne possède pas en effet les moyens de varier autrement que par les dimensions un plan de structure réduit à une sphère ou à un bâtonnet simple, et tout le monde sait que les bactériologistes se sont trouvés dans la nécessité de faire appel aux réactions du milieu pour différencier des microorganismes dont la morphologie monotone ne se prêtait à aucune description spécifique. Il est donc à la rigueur possible que .des animaux fossiles à stucture très simple, comme certains Radiolaires (Monosphéridés) ou Foraminifères (Globigérines) aient pu se prêter à des convergences semblables, d'ailleurs difficiles à démontrer.

Nous admettrons aisément aussi que certains organes conservés à l'état fossile, comme les formes les plus simples des coquilles de Mollusques, les écailles ou les plaques dermiques des Poissons ou des Reptiles, même quelquefois les dents isolées de quelques Mammifères puissent arriver dans des groupes distincts, à *converger* d'une manière assez complète pour tromper l'observateur. Mais lorsqu'il s'agit d'organismes complexes ou même de structures partielles présentant un certain degré de complication, les convergences qui se produisent nous semblent être toujours de nature assez superficielle, limitées à un où à un petit nombre de points, et ne résistent pas à une comparaison rigoureuse de l'ensemble de l'organisation.

Cette allure *superficielle* de la convergence appa-

raît surtout très nettement lorsqu'il s'agit des groupes supérieurs d'animaux fossiles. L'un des exemples les plus souvent cités est la convergence des Reptiles marins secondaires de l'ordre des Ichthyosaures avec les Dauphins tertiaires et actuels : la forme générale du corps, le museau allongé garni de dents coniques, le cou très court, la transformation du membre antérieur en une palette natatoire entraînent chez les Ichthyosaures et les Dauphins de grandes analogies d'apparence et de rôle biologique, assez frappantes pour avoir pu faire naître l'hypothèse d'une parenté ancestrale, qui ne résiste pas toutefois à un examen d'ensemble de la structure. De même la convergence de quelques caractères entre les Reptiles volants ou Ptérosauriens et les Oiseaux : présence d'un bec corné dans le genre *Pteranodon*, tête avienne placée à angle droit sur un cou long et fort, nature pneumatique des os, ne peuvent, malgré l'autorité de Seeley, empêcher de reconnaître les caractères essentiellement reptiliens des Ptérodactyles.

Un mode de convergence un peu plus embarrassant du moins pour l'apparence extérieure, nous est fourni par la tendance à l'allongement excessif du corps, avec disparition plus ou moins complète des membres, qui mène au type désigné sous le nom d'anguilliforme ou de serpentiforme suivant qu'il s'agit de Vertébrés aquatiques ou de Vertébrés terrestres. Plusieurs familles, très différentes de Vertébrés inférieurs nous montrent ce type de structure : le *Dolichosoma* du temps carbonifère parmi les Amphibiens Stégocéphales, l'Anguille et beaucoup d'autres genres parmi les Poissons, les Cécilies parmi les Batraciens actuels, les Amphisbènes parmi les

Lacertiens, l'ordre des Pythonomorphes crétacés et enfin tout le groupe des Serpents. Mais il est à peine besoin d'ajouter que l'examen même superficiel des caractères crâniens et squelettiques suffit à montrer la faible importance de ces analogies et à faire attribuer à chacun de ces animaux serpentiformes la place zoologique qui lui revient en réalité.

Il serait facile de multiplier ces exemples de convergences superficielles en montrant la ressemblance, au point de vue de la patte de derrière et de la queue, des *Iguanodon* et des Kangourous, celle de plusieurs Reptiles du Trias sud-africain (*Lycosaurus*, *Dicynodon*) avec les Mammifères carnassiers et avec les Morses, etc. Mais il ne s'agit là, on le voit aisément, que de phénomènes d'adaptation à des fonctions identiques.

On ne saurait toutefois se contenter d'une explication semblable pour se rendre compte de quelques cas de convergence remarquables que nous fournissent des organes limités, et relativement peu importants dans l'ensemble de la structure, nous voulons parler des plaques dermiques et des dents. On sait qu'un grand nombre d'Amphibiens et de Reptiles vivants ou fossiles, appartenant à des groupes très divers, ont leur tête ou leur tronc protégés par des plaques dermiques osseuses de forme et de grandeur très variables; on retrouve aussi des plaques cutanées analogues chez quelques Mammifères, tels que les Tatous de l'Amérique du Sud. Lorsqu'on rencontre ces plaques dermiques à l'état isolé dans les couches terrestres, il n'est pas toujours facile de déterminer à quel genre et même souvent à quel

groupe d'animaux elles ont appartenu : on pourrait hésiter à attribuer telle plaque isolée à un Crocodile plutôt qu'à un Stégocéphale, telle autre à une Tortue marine plutôt qu'à un gigantesque Édenté. Un exemple emprunté à des controverses récentes nous montrera la possibilté d'une convergence presque complète : certaines plaques dermiques polygonales de petites dimensions, trouvées par Filhol dans les phosphorites du Lot, ont été rapportées par ce savant à des parties de carapaces de Tatous et l'opinion de Filhol se fondait non seulement sur l'aspect identique des détails d'ornementation mais encore sur une étude histologique de ces organes. Or ces plaques se retrouvent *en place* sur le crâne d'un Reptile de l'Éocène supérieur depuis longtemps décrit par Gervais sous le nom de *Placosaurus* et dont notre ami Leenhardt a décrit récemment un second crâne couvert de son bouclier céphalique. Il y a là une identité de structure véritablement surprenante et il faut bien l'avouer, assez inexplicable.

Les dents des Mammifères fossiles, d'habitude si spécialisées et si caractéristiques de chaque groupe, présentent cependant un certain nombre de cas de ressemblance de structure presque complète chez des animaux appartenant à des familles ou même à des ordres très différents. Tel est le cas par exemple des canines longues, épaisses et à pointe mousse des Ongulés du genre *Lophiodon*, qui rappellent à s'y méprendre les canines des Ursidés; tel est encore le cas des canines aplaties en lame de sabre et à bords crénelés, des puissants Félins du genre *Machairodus*: nous avons récemment observé chez une espèce d'Ongulé du genre *Brachyodus* oligocène des canines

tellement semblables à celle d'un *Machairodus* de petite taille que nous n'aurions pu hésiter à les rapporter à un Carnassier de ce genre si ces canines crénelées ne s'étaient trouvées en place sur le crâne d'un de ces *Brachyodus*.

Des convergences non moins curieuses s'observent aussi dans la structure des molaires. Tous les paléontologistes connaissent l'étonnante ressemblance des molaires des Tapirs, actuels et fossiles, avec celle du grand Proboscidien miocène, le *Dinotherium;* cette ressemblance est telle qu'elle a pu tromper G. Cuvier et entraîner cet illustre anatomiste à considérer des dents isolées de *Dinotherium* comme ayant appartenu à un *Tapir gigantesque.* Ce type de molaires où les denticules se soudent en deux arêtes transverses perpendiculaires à la couronne (type dit tapiroïde ou encore *lophodonte*) se retrouve avec quelques légères modifications : chez les Imparidigités dans la famille des Lophiodontidés, parallèle à celle des Tapirs; chez les Amblypodes dans le *Coryphodon* et le *Pyrotherium* de Patagonie; chez les Rongeurs de la famille des Lièvres, etc. De même le type de molaire dit *bunodonte*, où la couronne se hérisse de mamelons coniques disposés en général par paires transverses est un type primitif qui se retrouve chez un grand nombre de familles de Mammifères : les Mastodontes dans les Proboscidiens, les Suidés dans les Ongulés, la famille des Rats ou Muridés parmi les Rongeurs. Rien n'est plus curieux que de rapprocher une minuscule première molaire de Rat de l'énorme molaire d'un Mastodonte omnivore, tel que le *Mastodon angustidens;* il serait presque possible de réunir ces deux dents dans un

même genre si l'on n'était arrêté par l'énorme différence de taille qui le sépare.

Ces convergences fréquentes des pièces dermiques ou des dents des Vertébrés nous paraissent s'expliquer assez aisément par le fait que la nature ne peut varier indéfinimeut ses procédés pour incruster la peau d'un animal de tissu osseux ou pour grouper les pointes primitivement distinctes qui ornent la surface de la couronne d'une molaire : que ces denticules primitifs restent coniques et séparés, nous avons le type bunodonte; s'ils se soudent deux à deux en se comprimant d'avant en arrière, nous passons au type lophodonte; enfin, que ces mêmes denticules se disposent suivant des courbes en V, nous aboutissons au type en demi-croissant ou *sélénodonte*, qui caractérise les molaires des Ruminants et de plusieurs autres groupes de Mammifères.

C'est par une raison semblable, la pénurie des procédés naturels de structure ou d'ornementation dans des organes très simples, que se justifient les nombreux faits de convergence décrits chez les animaux Invertébrés et tout spécialement chez les coquilles des Mollusques. On en peut citer de très curieux exemples : chez les Foraminifères, où la division fondamentale en ordres est fondée sur la nature perforée ou imperforée du test calcaire, les *Alvéolines* crétacées et tertiaires rappellent étonnamment les *Fusulines* carbonifères soit pour la forme extérieure en fuseau allongé, soit pour le mode d'enroulement embrassant des tours de spire. De même, certains Polypiers simples du groupe des Apores, tel le *Turbinolia*, se distinguerait difficilement par la

forme extérieure de certains *Eupsammia* aux cloisons poreuses. Chez les Mollusques Gastropodes l'enroulement spiral ou, au contraire, le déroulement de la coquille se produisent par des procédés parallèles dans des groupes très dissemblables au point de vue des organes internes : c'est ainsi que la forme de coquille en cône simple surbaissé, à sommet à peine saillant, dont les Patelles qui se fixent sur les rochers de nos rivages offrent le type le plus connu, se retrouve chez les Prosobranches dans les familles de Fissurellidés (*Emarginula, Parmophorus*), des Néridités (*Navicella*), des Tecturidés (*Patella, Helcion*), des Capulidés (*Capulus, Calyptræa*) ; chez les Pulmonés terrestres (*Ancylus*) ou Thalassophiles (*Siphonaria*) ; enfin chez les Opisthobranches (*Umbrella*). Il est vrai qu'un naturaliste tant soit peu exercé n'hésitera pas à reconnaître, à tel ou tel détail morphologique, auquel de ces nombreux genres *patelloïdes* devra être rapporté une coquille soumise à son examen.

Mais c'est surtout dans les Céphalopodes fossiles que s'est exercée avec le plus de succès l'ingéniosité des paléontologistes pour déceler des faits de convergence. On connaît depuis longtemps, et nous avons eu l'occasion d'y insister, les cas parallèles de déroulement de la coquille chez les Nantilidés et les Ammonites. Dans les deux groupes on peut établir une série de formes allant d'une coquille droite à une coquille fortement enroulée, comme celle du Nautile, par l'intermédiaire de formes de plus en plus incurvées, ou à faible enroulement. Mais ici, du moins, il sera toujours possible de distinguer le Nautile droit, *Orthoceras*, à loges ajoutées

bout à bout, de l'Ammonite également droite ou *Baculites*, grâce à la ligne de suture rectiligne dans le premier, fortement sinueuse et découpée dans le second. La convergence est donc très superficielle et tient uniquement à l'impossibilité de disposer autrement qu'en forme de bâtonnet conique une série rectiligne de chambres d'habitation en forme de tronc de cône et de plus en plus grandes. Mais dans les Ammonites, la convergence est parfois poussée beaucoup plus loin, et porte soit sur la forme générale de la coquille, soit sur la disposition des côtes ou des tubercules, soit même sur le type de la ligne suturale. Parmi les cas les plus remarquables, nous citerons la grande similitude de forme extérieure (coquille discoïde, plate, à bords tranchants) des *Pinacoceras* triasiques, des *Oxynoliceras* du Lias, de certaines *Oppelia* du Jurassique supérieur, des *Cælopoceras* du Crétacé, etc. Nous pourrons citer encore la récurrence des formes d'*Arietites* liasiques (tours étroits, carrés, fortes côtes transverses, région ventrale parcourue par un double sillon) dans le *Peroniceras tricarinatum*.

Ici encore l'étude de la ligne suturale demeure le critérium de la démonstration d'une convergence qui porte seulement sur les caractères extérieurs. Mais lorsque dans des cas sans doute très rares, comme celui que notre ami Kilian vient de décrire pour certaines Ammonites crétacées des terres antarctiques, la convergence porte à la fois sur la forme générale et sur les caractères des cloisons, la mise en lumière du phénomène de convergence devient alors d'une difficulté presque insurmontable.

En résumé, les phénomènes de convergence signa-

lés dans presque tous les groupes d'animaux fossiles, nous paraissent avoir été singulièrement exagérés. Dans la plupart des cas, les ressemblances de cette nature sont très superficielles, s'expliquent aisément par des faits d'adaptation à des fonctions communes et n'affectent qu'un petit nombre d'organes, les membres, les plaques dermiques, les dents, les coquilles suivant les groupes. Presque toujours il est facile au naturaliste de démasquer ces analogies trompeuses en faisant appel à l'ensemble de l'organisation. C'est seulement dans un très petit nombre de cas, en particulier dans l'ordre des Ammonites, que la nature, impuissante à varier indéfiniment les procédés d'ornementation d'une coquille enroulée sur elle-même, a reproduit à plusieurs reprises, dans la série des âges, des formes analogues ou presque identiques, susceptibles d'égarer momentanément l'observateur dans la recherche des rapports naturels des nombreux genres de ce grand ordre.

CHAPITRE XXII

L'extinction des espèces et des groupes.

Disparition brusque des groupes. — Groupes éteints et groupes évolués. — Causes d'extinction. — Faiblesse de l'hypothèse darwinienne. — Extinction par gigantisme. — Lois de Dollo sur l'irréversibilité et la limitation de l'évolution. — La réduction progressive de la variabilité. — Phases de jeunesse, de maturité et de sénilité des rameaux. — Stades primitifs et stades séniles chez les Mammifères. — Résumé.

Nous venons de voir que l'évolution des rameaux chez les animaux fossiles était réglée par deux lois générales : la loi de l'*augmentation de grandeur* du corps et la loi de *spécialisation progressive*. Ces données vont nous permettre d'aborder avec fruit l'intéressant problème, souvent discuté, des causes de l'extinction des espèces et des groupes au cours des âges géologiques. Rien n'est en effet plus frappant, en suivant l'histoire paléontologique du globe, que de voir les espèces, les genres, les familles et même les groupes d'ordre plus élevé, apparaître, évoluer avec une richesse de formes variable, puis décroître et disparaître presque toujours assez brusquement. Il nous suffira de rappeler quelques grands faits classiques. Dans les temps primaires, les Graptolites

les Cystidés, les Blastoïdes, les Tétracoralliaires, les Paléchinides, les Goniatites, les Clyménies, les Trilobites, les Euryptérides, les Poissons Placodermes ont apparu et se sont éteints, quelques-uns comme les Graptolithes et les Placodermes dans la courte durée de deux périodes géologiques, ou même comme les Clymenies d'un simple étage de l'époque Dévonienne. Au cours des temps Secondaires, nous notons aussi l'apparition et la disparition des Bélemnites, des Dicératidés, des Rudistes, des Ichthyosauriens, des Plésiosauriens, des Ptérosauriens, et nous assistons au règne et à l'extinction de plusieurs autres groupes apparus à la fin des temps Primaires, les Spiriféridés, les Ammonites, les Amphibiens Stégocéphales, les Dinosauriens, les Théromorphes, l'*Archæopteryx* etc. L'ère Tertiaire a vu le commencement et la fin des vraies Nummulites et l'extinction tout au moins de plusieurs groupes de Mammifères, les Multituberculés, les Condylarthrés, les Créodontes, les Amblypodes, les Toxodontes, les Typothériens, les Tillodontes et parmi les Ongulés, les familles des Hyracothéridés, des Paléothéridés, des Lophiodontidés, des Macrauchénidés, des Titanothéridés, des Chalicothéridés, des Anthracothéridés, des Oreodontidés, des Anoplothéridés, des Protoceratidés, des Sivathéridés, etc. Il faudrait multiplier à l'infini ces cas d'extinction si l'on voulait entrer dans le détail des familles et des genres entièrement disparus.

Toutefois, comme l'a fait observer Abel, il convient de faire une réserve à l'égard de certains groupes qui sont éteints en apparence seulement, mais qui en réalité se sont simplement transformés par

évolution, au moins pour quelques-uns de leurs rameaux. C'est ainsi qu'il paraît difficile de ne pas rechercher l'origine des Oursins réguliers de la famille des Cidaridés dans des formes ancestrales très voisines au moins des *Archæocidaris* de la fin du Primaire, bien que la multiplicité des rangées de plaques interambulacraires ait fait classer zoologiquement ces derniers dans une sous-classe des Paléchinides en apparence tout à fait séparée des Euéchinides. C'est ainsi que l'on commence maintenant, grâce aux recherches de Hyatt et d'autres paléontologistes, à reconnaitre parmi les types variés de Goniatites paléozoïques l'origine de plusieurs des rameaux de vrais Ammonites, jusque-là classées dans un sous-ordre des Prosiphonés tout à fait distinct des Goniatites Rétrosiphonées. Enfin, pour citer encore un dernier exemple chez les Vertébrés, les Crocodiliens, avaient été partagés par Huxley en deux sous-ordres, les *Mésosuchiens* du Jurassique et du Crétacé inférieur, caractérisés par des vertèbres biconcaves ou *amphicæliennes* et les *Eusuchiens* de la Craie supérieure et du Tertiaire dont les vertèbres sont convexes en arrière ou *procæliennes*. Mais Lydekker a montré qu'il était plus rationnel de séparer les vrais Crocodiliens en deux grands rameaux parallèles faciles à caractériser et à suivre à partir du Lias, les *Brévirostres* et les *Longirostres*, chacun d'eux renfermant des formes mésosuchiennes dans le Jurassique et le Crétacé inférieur et des formes eusuchiennes à partir du Crétacé supérieur. La séparation proposée par Huxley était donc artificielle et reposait sur un état d'ossification de la colonne vertébrale moins avancé chez les Crocodiles jurassiques

que chez leurs descendants crétacés, tertiaires et actuels.

Malgré ces restrictions, il est bien certain que les temps géologiques ont vu se produire l'extinction d'un très grand nombre de rameaux phylétiques, on devrait même dire du plus grand nombre, car parmi ces innombrables rameaux, il en est relativement très peu qui aient été doués de la sève suffisante pour parvenir jusqu'à nous. Mais si le fait même de ces extinctions est facile à constater, en revanche la cause précise en est demeurée longtemps obscure et se trouve encore à l'heure actuelle, bien loin d'être pleinement éclaircie. Ce n'est pas toutefois que les hypothèses aient fait défaut depuis la vieille conception de Cuvier sur la destruction des espèces fossiles par les révolutions du globe et l'ingénieuse explication de Darwin fondée sur la concurrence vitale. La lutte directe avec les autres espèces paraissant inapplicable aux grands Mammifères et aux gigantesques Dinosauriens, l'illustre rénovateur du transformisme se rejette sur la difficulté pour ces êtres géants de trouver une quantité de nourriture suffisante : explication d'une faiblesse presque enfantine, alors qu'il s'agit d'herbivores ayant habité des continents à peu près sans limites, comme devaient l'être les vastes plaines jurassiques du Centre et de l'Ouest des État-Unis. Darwin sentait fort bien aussi la valeur des objections élevées contre l'hypothèse de la lutte pour l'existence par les faits bien connus de l'extinction presque simultanée de tous les rameaux de certains grands groupes à vaste dispersion géographique : les Trilobites à la fin du Primaire, les Ammonites à la fin du Crétacé. Sans doute

il essayait d'y répondre en montrant que ces extinctions n'étaient pas aussi soudaines qu'on voulait bien le dire, et que la disparition des genres s'échelonnait sur plusieurs périodes géologiques ; mais encore fallait-il expliquer pourquoi aucun de ces genres ou de ces espèces à vaste extension n'avait pu produire nulle part un descendant capable de survivre, alors que dans la théorie darwinienne tout organisme peut et doit se transformer s'il a devant lui le temps nécessaire. La lutte pour la vie est décidément tout à fait insuffisante pour expliquer l'extinction des espèces.

Des esprits éminents comme Quenstedt et Neumayr, frappés de ces difficultés, ont eu recours à l'hypothèse bien peu vraisemblable d'*épidémies* pour expliquer les phénomènes de dégénérescence tels que le déroulement des coquilles d'Ammonites précédant de très peu l'extinction des rameaux.

D'autres naturalistes à l'esprit plus mystique, ont fait appel à une *prédestination* dans la durée d'existence des espèces, des genres ou des familles. Il est curieux que cette hypothèse surnaturelle ait trouvé encore à notre époque un défenseur de la valeur de Kobelt.

S'il est difficile à l'heure actuelle de remonter aux causes même de l'extinction des rameaux, nous commençons au moins à pouvoir préciser le mécanisme de ces extinctions où si l'on veut, les conditions habituelles dans lesquelles se produit le phénomène. Deux de ces conditions essentielles se trouvent le plus souvent réunies dans les deux lois d'augmentation de grandeur du corps et de spécialisation des organes. L'observation paléontologique

permet en effet de constater d'une manière très générale que les formes géantes qui sont en même temps hautement spécialisées ne se rencontrent jamais au début, mais seulement à la fin des rameaux. Nous avons eu l'occasion d'en citer plus haut de nombreux exemples, et nous nous bornerons à rappeler les gigantesques *Mastodonsaurus* par lesquels s'éteint le groupe des Stégocéphales; le *Brontosaurus*, le *Diplodocus*, le *Titanosaurus* qui terminent les rameaux des Dinosauriens Sauropodes, le *Titanotherium*, l'*Ancylotherium*, le *Dinoceras*, le *Dinotherium*, les *Mastodontes* dont les dimensions colossales annonçent la fin d'autant de phylums des Ongulés. Dans le détail même des genres, le *Lophiodon lautricense*, l'*Anthracotherium magnum*, le *Rhinoceros antiquitatis* sont les géants et les derniers représentants de leurs rameaux. Il serait facile, d'après cette loi, de prédire l'extinction naturelle prochaine des Eléphants, de l'Hippopotame, de la Baleine et de quelques autres espèces de grande taille de la nature actuelle, si l'Homme n'était intervenu pour hâter encore cette disparition. Enfin, le phénomène s'observe également chez les Invertébrés : l'on sait que les formes géantes dans les Ammonites, *Pinacoceras*, *Arictites*, *Pachydiscus*, se trouvent seulement à la fin des rameaux; les *Megalodon*, les *Diceras*, les *Caprines* comptent leurs plus grandes espèces dans les niveaux les plus récents de leur durée géologique. Il serait facile d'indiquer beaucoup d'autres cas semblables.

On a depuis longtemps fait la curieuse remarque que c'est au moment même où les espèces d'un groupe ont acquis le maximum de puissance, soit

par les dimensions du corps, soit par la perfection des armes offensives ou défensives, qui semblent devoir mettre ces êtres à l'abri de tout ennemi, que ces espèces sont à la veille de disparaître. Toute évolution en apparence progressive, toute adaptation nouvelle sont un danger de plus pour la survivance du type.

Plusieurs paléontologistes ont essayé, au cours des dernières années, de pénétrer d'une manière encore plus intime dans le mécanisme de l'extinction des espèces. Dès 1893, Dollo formulait dans la forme concise qui lui est familière, les lois de l'évolution paléontologique : le *développement procède par bonds, est irréversible et limité.* La première de ces propositions touche au problème de la formation des espèces et nous aurons à la discuter plus loin. Les deux autres lois, celles de l'*irréversibilité* et de la *limitation* du développement apportent des précisions intéressantes à la question qui nous occupe. Il faut entendre par évolution irréversible, le fait qu'un rameau, une fois engagé dans une voie de spécialisation déterminée, ne peut plus en aucun cas revenir en arrière sur le chemin parcouru. Ainsi le Cheval qui a perdu les doigts latéraux de ses ancêtres tertiaires, ou du moins a transformé ces métapodes en deux stylets osseux noyés dans les chairs, ne pourra jamais plus développer à nouveau ces doigts rudimentaires, qui doivent au contraire, tendre à disparaître de plus en plus. Les Siréniens, descendus selon toute apparence d'Ongulés terrestres adaptés peu à peu à la vie aquatique, et dont le membre postérieur s'est progressivement réduit à une baguette osseuse intérieure, simple rudiment de l'os iliaque, sont maintenant devenus incapables,

quelles que soient les conditions qui puissent intervenir, de reformer un membre postérieur complet et de reprendre des fonctions quadrupèdes.

Si les circonstances de milieu venaient à se modifier dans un sens qui fût défavorable à leur vie nageuse, le Lamantin et la Sirène s'éteindraient brusquement, mais ne donneraient point naissance à des êtres adaptés à des fonctions différentes. De même les Ammonites telles que les *Pinacoceras* où la ligne de suture a acquis un élégant degré de complication, qui dépasse sans doute celle de tous les autres rameaux des Céphalopodes, se sont éteintes à la fin de la période triasique, sans se perpétuer dans les rameaux aux cloisons plus simples du début des temps jurassiques.

A côté de la loi d'irréversibilité, il convient de faire une place intéressante à une idée déjà fort ancienne, qui a emprunté un éclat nouveau aux écrits récents de Rosa : nous voulons parler de la loi de *réduction progressive de la variabilité*. Hæckel avait déjà montré que les groupes en voie d'extinction ne produisent aucune variété nouvelle, et en se plaçant avec Wallace sur le terrain de la sélection darwinienne, on devra admettre que les chances de survivance d'un type sont en raison directe du nombre de variétés favorables qu'il peut produire. Rosa établit que toute série de formes spécialisée dans un sens est vouée à l'extinction, parce que ces formes ne sont plus en état de varier suffisamment. Il est parfaitement exact que le nombre et l'étendue des variations diminuent à mesure que la spécialisation augmente. La paléontologie peut en fournir de nombreuses preuves. Le grand groupe des Trilobites

qui s'est éteint à la fin des temps Primaires, ne compte plus à partir du Carbonifère qu'un seul rameau, celui des *Phillipsia*, qui se perpétue jusqu'au Permien, en ne donnant que des mutations ou des variations insignifiantes. Les Brachiopodes de la famille des Spiriféridés, si brillamment représentés dans les temps Primaires, ne comptent plus à la fin de leur existence dans le Lias que un ou deux petits genres, *Spiriferina* et *Suessia*, aux formes peu variées. Les Céphalopodes tétrabranchiaux dont les formes variées à l'infini étaient l'ornement des mers siluriennes, perdent déjà la majeure partie de leurs rameaux à partir du Dévonien et ne comptent plus depuis la fin du Trias que des coquilles *nautiloïdes* d'un type si uniforme que les paléontologistes ont quelque peine à y distinguer des espèces. Dans les Vertébrés, le phénomène est aussi très fréquent. Le rameau des *Dinotherium*, par exemple, évolue en Europe à travers l'ensemble des temps miocènes, sans autre variation qu'une progression régulière de taille, au point que toute distinction spécifique serait impossible en dehors de ce caractère. On pourrait faire beaucoup de remarques analogues pour d'autres groupes éteints ou en voie d'extinction, par exemple dans les Paléothéridés, les Tapiridés, les Oréodontidés, les Anoplothéridés, les Mastodontes, les Toxodontes, les Hyracoïdés, les Hyœnodontidés, etc. Il faut cependant reconnaître que la loi de Rosa constitue en un certain sens un cercle vicieux, car il serait tout aussi facile de prétendre que si les rameaux parvenus vers la fin de leur durée géologique varient très peu, c'est parce qu'ils sont justement en voie de s'éteindre.

Ainsi nous constatons que la durée d'existence des rameaux phylétiques n'est pas *indéfinie*, comme le voulait la logique de l'hypothèse de Darwin et comme l'a soutenu Weissmann à une époque toute récente. Cette *limitation* s'exerce sous l'influence du jeu de plusieurs lois naturelles : la grandeur exagérée du corps, l'hypertrophie ou la spécialisation trop accentuée de certains organes, l'irréversibilité de l'évolution, enfin, dans une certaine mesure peut-être, la réduction progressive de la variabilité. On doit ainsi considérer que chaque rameau phylétique parcourt une sorte de *carrière* géologique, dans laquelle on peut distinguer une phase de *jeunesse*, une phase de *maturité* et enfin une phase de *sénilité* ou de dégénérescence, préparant l'extinction du type. Nous pouvons dès maintenant, au moins pour quelques groupes, commencer à préciser et à reconnaître les caractères de chacune de ces phases. Hyatt a montré que, dans le grand groupe des Nautilidés, chacun des rameaux débute par un stade d'enfance où les loges successives d'habitation constituent une coquille droite ou *Orthocéracone* ; puis vient un stade adolescent, dans lequel la coquille est plus ou moins incurvée, formant un *Cyrtocéracone* ou un *Gyrocéracone* ; ensuite un stade adulte où l'enroulement des loges donne une coquille spirale ou *Nautilocone* ; enfin dans un stade sénile se manifestant des phénomènes de déroulement ou d'enroulement assymétrique comme nous l'avons vu plus haut pour les Ammonéens. Il importe seulement de ne pas oublier que ces stades se produisent à des époques différentes pour chaque rameau, de telle sorte que l'on trouve des coquilles droites ou

Orthocéracones se rapportant à différents phylums depuis le Cambrien jusqu'au Trias.

Pour les coquilles des Ammonéens, l'évolution de l'enroulement passe également par des stades de jeunesse, de maturité et de vieillesse qui se retrouvent presque semblables dans tous les innombrables rameaux de ce groupe. Hyatt a donné le nom de *Bactriticones* aux coquilles droites, telles que les *Bactrites*, le nom de *Mimoceracones* aux coquilles légèrement enroulées du type *Mimoceras*, celui d'*Ammoniticones* au stade adulte normal caractérisé par un enroulement spiral serré ; enfin le nom de *Torticones* à tous les cas séniles d'enroulement assymétrique.

On sait depuis longtemps que l'évolution de la ligne de suture permet également d'établir, chez les Ammonéens, des stades à complication croissante, qui se retrouvent à des époques différentes dans tous les rameaux.

Chez les Vertébrés, des observations analogues ont été faites dans divers groupes, par exemple chez les Poissons Ganoïdes. Les types primaires de cet ordre présentent des caractères de jeunesse qui se traduisent par une ossification nulle ou très peu avancée de la colonne vertébrale, qui reste molle et à l'état de tissu embryonnaire. Un peu plus tard, à l'époque liasique, l'ossification envahit peu à peu les vertèbres et vers le milieu des temps Jurassiques, la famille des *Leptolépidés* a une colonne vertébrale ossifiée, semblable à celle de nos Poissons osseux actuels. Les Amphibiens présentent, de leur côté, aux époques Carbonifère et Permienne, des stades d'ossification tout à fait comparables à ceux des Ganoïdes.

Il est également possible d'indiquer chez les Mammifères tertiaires, spécialement dans les caractères crâniens, des *stades primitifs* que l'on peut opposer à d'autres stades de spécialisation plus avancée ou *stades séniles*. Ces caractères primitifs ou *archaïques*, qui se retrouvent parallèlement dans des groupes tout à fait indépendants, sont entre autres les suivants : 1° les os crâniens sont distincts ou seulement réunis par des sutures ; 2° le profil longitudinal de la tête est déprimé et rectiligne, peu ou pas ascendant en arrière vers l'occiput ; 3° le museau est allongé, les os nasaux bien développés s'articulant avec les prémaxillaires ; 4° l'orbite est ouvert en arrière et communique avec la fosse temporale ; 5° la région frontale et pariétale est lisse, dépourvue de crêtes saillantes, de bois ou de cornes ; 6° la cavité glénoïde de l'articulation de la mandibule est peu profonde et permet des mouvements dans tous les sens ; 7° les deux branches de la mandibule sont unies par des ligaments au lieu d'être soudées. Les stades séniles répondent naturellement à des caractères opposés : os du crâne soudés ; profil de la tête élevé en arrière ; os nasaux raccourcis ; orbite fermé ; présence sur le crâne de crêtes saillantes, de chevilles, de cornes ou de bois ; mouvements de la mandibule limités ; branches de la mandibule soudées ensemble. Il importe de ne pas oublier que, de même que pour les Nautilidés, ces stades de développement ne se montrent pas dans tous les rameaux au même moment de leur parcours géologique, la vitesse de l'évolution étant essentiellement variable suivant les groupes. C'est ainsi que l'*Hyrax* ou Daman actuel possède un crâne tout à fait primitif,

comparable, comme degré d'évolution, au crâne de plusieurs petits Ongulés des temps Éocènes. On voit combien on serait exposé à commettre de graves erreurs si l'on voulait utiliser ces stades d'évolution, ainsi que l'a proposé Gaudry, comme un critérium permettant à lui seul de déterminer l'âge absolu des animaux fossiles.

Ainsi, l'évolution générale du monde animal se présente à nous comme constituée par un faisceau innombrable de rameaux phylétiques évoluant parallèlement et sans se confondre pendant une série plus ou moins longue de périodes géologiques. Chacun de ces rameaux aboutit avec une vitesse variable à des mutations de grande taille et à caractères très spécialisés qui s'éteignent sans laisser de descendants. Lorsqu'un rameau disparaît par extinction, il est pour ainsi dire *relayé* par un autre rameau à évolution jusque-là plus lente qui traverse à son tour les phases de maturité et de vieillesse qui doivent le conduire à sa fin. Les espèces et les genres de la nature actuelle représentent ceux de ces rameaux qui ne sont pas encore parvenus aux phases séniles ; mais on peut prévoir que quelques-uns d'entre eux, les Éléphants, les Baleines, l'Autruche, etc., approchent de cette phase finale de leur existence. Le mécanisme de l'extinction des espèces commence donc à nous apparaître avec une certaine netteté. Nous devons maintenant nous demander ce que nous savons sur le côté opposé du problème de la vie, nous voulons dire sur l'origine des espèces et des groupes d'ordre plus élevé.

LIVRE VI

LE MÉCANISME DE LA PRODUCTION DES FORMES NOUVELLES

CHAPITRE XXIII

La loi de progrès continu et l'apparition des groupes.

Loi d'apparition récente des types supérieurs. — Découvertes portant atteinte à cette loi. — Recul de plus en plus lointain des époques d'apparition des groupes.

La notion d'un progrès continu dans l'évolution générale du monde animal depuis les faunes fossiles les plus anciennes jusqu'à la nature actuelle s'est imposée à l'esprit des observateurs dès la naissance même de la Paléontologie. Cuvier avait déjà parfaitement mis en lumière les étapes principales de ce progrès, comme nous avons eu l'occasion de le faire ressortir en analysant l'œuvre de ce grand naturaliste. Un peu plus tard, les maîtres du transformisme, Darwin, Wallace, Hæckel, etc., ont longuement développé cette idée qui devenait entre leurs mains l'un des arguments principaux en faveur de

l'hypothèse de l'évolution. A une époque plus moderne, divers paléontologistes ont à nouveau insisté sur le perfectionnement graduel des animaux fossiles et, en France, Gaudry a consacré tout son *Essai de Paléontologie philosophique* à la démonstration de ce progrès à la fois dans l'organisation générale des êtres et dans le détail de chacune de leurs fonctions. On pourrait presque dire que cette notion est devenue banale à force d'être reproduite dans tous les ouvrages.

On ne saurait en effet méconnaître que dans l'ensemble, les groupes les plus parfaits, c'est-à-dire les plus élevés dans la hiérarchie zoologique, apparaissent à des époques relativement récentes. Nous ne connaissons point encore de Vertébrés dans les époques Cambrienne et Précambrienne. Les temps Primaires ont été caractérisés par le règne de plusieurs groupes inférieurs, les Tétracoralliaires, les Crinoïdes tessellés, les Cystidés, les Blastoïdes, et surtout les Brachiopodes; dans les Vertébrés, les types inférieurs à sang froid y sont seuls représentés par les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles; jusqu'ici aucun Oiseau ni aucun Mammifère ne semble être venu animer les continents paléozoïques. Dans les temps secondaires, les Invertébrés n'ont plus guère de nouveau progrès à conquérir; mais dans le monde des Vertébrés, les Reptiles marins et terrestres occupent de beaucoup la première place; les Oiseaux y sont rares et dans les Mammifères, les ordres à organisation inférieure, marsupiale ou monotrème, paraissent y être seuls représentés. Enfin, dans l'ère tertiaire, les ordres de Mammifères appartenant aux types les plus élevés, ou les mieux différenciés,

comme les Proboscidiens, les Équidés, les Ruminants à bois ou à cornes, les Singes, n'apparaissent que dans les temps néogènes et l'Homme qui représente, au moins au point de vue du développement cérébral, le summum du monde organisé, paraît être dans l'état de nos connaissances, intervenu comme le dernier acteur sur la scène changeante du monde.

Cependant il faut bien avouer que l'apparente régularité de ce tableau s'est trouvée assez gravement atteinte par les découvertes paléontologiques les plus récentes. Les Mollusques étaient considérés, il y a peu d'années, comme faisant leur première apparition dans l'étage de Trémadoc à la limite du Cambrien et du Silurien; Walcott a décrit un Lamellibranche minuscule, le *Modioloides*, du Cambrien inférieur et il vient de signaler des coquilles patelloïdes du genre *Chuaria* dans le Précambrien des Montagnes Rocheuses. Les Céphalopodes, qui sont les Mollusques dont l'organisation est la plus élevée, n'ont été longtemps connus qu'à partir de l'étage Ordovicien. On a trouvé maintenant des Nautilidés à coquille droite du genre *Volborthella* dans le Cambrien d'Esthonie et de la Nouvelle-Écosse. Les vrais Ammonitidés, aux cloisons découpées et persillées, ont été longtemps considérés comme spéciaux aux temps Secondaires; les paléontologistes de l'Inde, de l'Oural, de la Sicile et des Pyrénées nous ont révélé leur présence dans le Permien inférieur, et l'existence dès ce niveau de rameaux déjà multiples laisse entrevoir une ancienneté encore plus grande. L'apparition des Crustacés nageurs de l'ordre des Trilobites, après avoir été reculée de l'Ordovicien au Cambrien moyen, puis au Cambrien inférieur, a été

constatée aussi dans le Précambrien de l'Amérique du Nord. Il en est de même d'un autre ordre de grands Crustacés marins, les Gigantostracés ou Euryptérides, dont l'extension stratigraphique semblait limitée du Silurien supérieur à la fin des temps Primaires; les découvertes récentes faites dans les canyons du Montana reculent cette limite inférieure jusqu'au Précambrien.

L'histoire paléontologique des Vertébrés va nous offrir des exemples encore plus frappants de ce recul successif de la date d'apparition de plusieurs groupes. Lorsque Murchison découvrit dans les couches terminales du Silurien supérieur d'Angleterre des piquants de nageoires et des dents de Sélaciens associés à des écussons dermiques de Placodermes, on crût très longtemps que l'on avait affaire aux Poissons les plus anciens; c'est encore une fois de plus l'Amérique du Nord qui nous a révélé l'existence dès l'Ordovicien de nombreux débris de Poissons Ganoïdes qui nous ouvrent des horizons sur la découverte vraisemblable de faunes ichthyologiques encore plus anciennes dans le Cambrien ou le Précambrien. Nous savons maintenant, grâce à une heureuse découverte de Lohest, que les Amphibiens vivaient déjà à l'époque de la formation des schistes de la Famenne, c'est-à-dire dans le Dévonien supérieur. Les vrais Reptiles ont passé longtemps pour être apparus seulement au début des temps Secondaires : plusieurs ordres à habitat marin ou terrestre de cette classe ont été découverts plus tard dans les terrains paléozoïques. Parmi les types les plus anciens, il faut noter le groupe des Rhynchocéphaliens au corps lacertiforme, aux vertèbres biconcaves, avec

un plastron de côtes ventrales très développées, dont un seul représentant actuel, le genre *Hatteria*, vit sur les côtes de l'archipel de la Nouvelle-Zélande. Credner nous a appris qu'une espèce très voisine du type actuel, le *Palæohatteria*, habitait déjà les lagunes de la Saxe au milieu de l'époque Permienne; plus récemment encore, Thévenin a décrit du Houiller supérieur de Commentry un genre *Sauravus* qui paraît bien appartenir au même groupe, et dont le degré déjà très parfait de l'ossification du squelette implique l'existence de nombreux précurseurs à des époques encore plus anciennes. Au cours des dernières années, Amalitzky découvrait dans le Permien des rives de la Dvina des Reptiles terrestres très évolués, appartenant aux trois grands groupes des Pareiasauriens, des Dicynodontes et des Dinosauriens. Nous pouvons entrevoir une époque prochaine où le règne des Reptiles embrassera une grande partie des temps Primaires. De temps à autre quelque découverte sensationnelle nous apporte sur l'ancienneté des groupes des révélations inattendues. C'est ainsi que Vidal découvre tout à coup dans le calcaire lithographique du Jurassique supérieur de Catalogne un *Palæobatrachus*, véritable Batracien anoure dont l'existence comme groupe paraissait remonter à peine au début de l'Oligocène. De même le type si spécialisé des Tortues n'a eu pendant longtemps aucun représentant connu au delà du Jurassique supérieur de Soleure, où Rutimeyer a fait connaître un grand nombre d'espèces à habitat marin appartenant aux deux sous-ordres des Pleurodères et des Cryptodères. La différenciation de ces deux groupes dès la fin du Jurassique laissait prévoir à elle seule la grande

ancienneté du type Chélonien; en effet Quenstedt ne tardait pas à découvrir dans les grès du Trias supérieur de Souabe une Tortue Pleurodère, le *Proganochelys*, dont les descendants actuels vivent dans les eaux douces de l'hémisphère austral. Comme nous savons d'autre part que des Tortues marines du groupe des Tortues à écussons dermiques ou Athèques, habitaient déjà les mers triasiques et infraliasiques, nous devons pressentir la future découverte de Chéloniens à l'époque Permienne et probablement même beaucoup plus tôt.

Les Vertébrés à sang chaud sont également beaucoup plus vieux que nous ne le supposons à l'heure actuelle. La découverte de l'*Archæopteryx* du Jurassique supérieur de Bavière, avec ses doigts libres armés de griffes, son bec pourvu de dents coniques, sa longue queue de lézard, si elle a démontré sans conteste les attaches reptiliennes de la classe des Oiseaux, ne nous éclaire en aucune façon sur l'époque précise à laquelle a dû se faire la divergence de ces deux types organiques. L'*Archæopteryx* est déjà dans l'ensemble de sa structure un véritable Oiseau, pourvu, sans aucun doute, d'une très longue généalogie ancestrale qui nous échappe pour le moment.

Les Mammifères, si nous considérons la classe dans son ensemble, apparaissent pour la première fois dans le Trias supérieur et le Rhétien. Le *Dromatherium sylvestre* du Trias de la Caroline, autant qu'il est permis d'en juger par une seule demi-mandibule, paraît se rattacher au groupe des Marsupiaux insectivores, mais avec des molaires moins compliquées, à une seule pointe. Quant au *Microlestes antiquus* du Rhétien du Wurtemberg et d'An-

gleterre, il semble logique de le rapprocher des Plagiaulacidés, c'est-à-dire des *Multituberculés*, à organisation marsupiale ou peut-être monotrème. Ce qui est certain, c'est que dès la fin du Trias, deux groupes de Mammifères inférieurs étaient déjà nettement différenciés. Divers paléontologistes, Owen, Seeley, Osborn, etc., ont essayé, avec un grand talent, de montrer les affinités que la classe des Mammifères présente, au point de vue ostéologique, avec les Reptiles Thériodontes du Trias sud-africain. Sans méconnaître la curieuse ressemblance des molaires du *Tritylodon* avec les molaires des Mammifères multituberculés, ni celle des os des membres du *Theriodesmus* avec les membres des Lémuriens et des Carnivores, on ne peut songer, en tous les cas, à faire dériver directement les Mammifères triasiques d'aucune des formes connues de ces Reptiles africains, qui sont des animaux de dimensions relativement assez fortes : la loi d'augmentation de grandeur exige, en effet, pour de petits animaux tels que le *Dromatherium* ou le *Microlestes*, des ancêtres encore plus minuscules, qui devront être recherchés dans les couches primaires. Nous sommes amenés logiquement à prévoir la présence de véritables Mammifères, peut-être à des époques fort reculées des temps Paléozoïques.

Si nous entrons dans le détail des groupes de Mammifères, nous aurons à enregistrer, pour beaucoup de rameaux, des reculs analogues. Il était de règle, il y a quelques années, d'affirmer que les Mammifères placentaires ne débutaient qu'avec l'époque Tertiaire. C'était, à vrai dire, une proposition très peu vraisemblable, puisque dès l'Eocène le

plus inférieur, on découvre à la fois en Europe et dans l'Amérique du Nord des Placentaires appartenant à plusieurs ordres déjà bien différenciés, des Insectivores, des Créodontes, des Condylarthrés, des Amblypodes, des Tillodontes, et même des Lémuriens. La présence de Primates dans cette faune *supposée primitive* de Cernay et de Puerco est particulièrement instructive et constitue un argument de grande valeur contre la théorie du progrès continu des êtres. C'est en vain que le docteur Lemoine, dans ses belles recherches sur cette faune Eocène inférieure des environs de Reims, s'est efforcé de prouver qu'il était impossible de faire rentrer les Mammifères de Cernay dans les ordres des Placentaires actuels ; la différenciation des grands groupes, pour être moins parfaite que dans les faunes plus récentes, ne s'en impose pas moins au paléontologiste, et amène fatalement à la conviction que ces Placentaires de l'Éocène le plus inférieur ont possédé une longue lignée d'ancêtres dans les temps Secondaires. Mais ici nous entrons dans l'inconnu, et toutes les hypothèses possibles ont été faites pour rechercher un *centre de dispersion* des Placentaires, tantôt dans le continent arctique, tantôt dans un continent pacifique supposé disparu par effondrement. Si les données récentes apportées par F. Ameghino sur les faunes de Mammifères crétacés de Patagonie venaient à être confirmées au point de vue stratigraphique, peut-être faudra-t-il aller chercher dans le continent de l'Amérique du Sud les ancêtres véritablement primitifs de nos Primates et de nos Ongulés tertiaires.

Même pour les groupes les plus spécialisés, tels

que les Proboscidiens, la découverte récente dans l'Oligocène du désert libyque des *Palæomastodon*, formes ancestrales de nos Mastodontes miocènes et pliocènes, nous montre dans quel lointain recul géologique nous serons amenés à découvrir, un jour, les points de différenciation de chaque rameau.

On voit, en résumé, que les époques d'apparition de chaque grand groupe d'animaux fossiles, même pour les plus élevés dans l'échelle zoologique, reculent de plus en plus dans le temps, à mesure que s'accumulent les découvertes paléontologiques. Nous savons depuis longtemps que dès l'époque Cambrienne, la plupart des grands groupes d'Invertébrés étaient déjà nettement distincts, et que, par conséquent, nous devons presque renoncer à l'espoir de découvrir un jour les types primitifs des Foraminifères, des Spongiaires, des Coralliaires, des Cystidés, des Crinoïdes, des Brachiopodes, des Lamellibranches, des Gastropodes, des Céphalopodes, des Trilobites, des Mérostomes, et même, sans doute, des Articulés à respiration aérienne. Il est probable que d'ici peu d'années, nous devrons en dire autant des grandes classes des Vertébrés, puisque dès maintenant nous sommes certains que les Poissons remontent au moins à l'Ordovicien, les Amphibiens au Dévonien, les Reptiles au Carbonifère, les Mammifères au Trias. S'il y a eu réellement, comme cela est probable, un perfectionnement graduel du monde organique, et si les types animaux sont d'autant plus récents qu'ils sont d'une organisation plus élevée, nous serons amenés certainement à reculer encore de plusieurs périodes géologiques chacune des dates qui marquent provisoirement le début de tous nos rameaux.

CHAPITRE XXIV

L'évolution individuelle et l'évolution paléontologique : ontogénie et phylogénie.

La grande loi biogénétique d'Hæckel. — L'accélération embryologique ou tachygénèse. — Types embryonnaires persistants à l'état fossile. — Étude du développement individuel chez les Ammonéens et les Lamellibranches. — Dentition de lait des Mammifères.

La loi de progrès se manifeste tout aussi nettement dans le développement de l'individu que dans celui du groupe. *Omne vivum ex ovo* est devenu un axiome banal pour affirmer que les êtres les plus compliqués dérivent d'un œuf, c'est-à-dire d'un être monocellulaire analogue aux types les plus inférieurs de l'échelle animale. L'espèce née de l'œuf parcourt ensuite une série de phases de développement d'autant plus complexes et nombreuses qu'il s'agit d'un groupe plus élevé. De bonne heure, l'idée s'est fait jour de comparer les phases du développement individuel avec les phases traversées par le groupe lui-même au cours de son évolution paléontologique, et d'établir un parallélisme entre ces deux développements : le premier très rapide, le second

beaucoup plus lent. La concordance de l'ontogénie et de la phylogénie est devenue, entre les mains de Geoffroy-Saint-Hilaire, de Serres, de Müller, et surtout d'Hæckel, la *grande loi biogénétique*, transformée en instrument de recherche et en critérium obligé de toutes les études sur l'origine et la filiation des êtres vivants et fossiles.

Il est incontestable, si l'on considère seulement les traits les plus généraux, que l'histoire du développement d'un individu est une sorte de récapitulation rapide des phases lentes de l'évolution de l'espèce et du rameau. Cette récapitulation est, d'ailleurs, très souvent raccourcie et simplifiée, surtout dans les groupes les plus différenciés, par le fait que l'embryon traverse certains stades très rapidement, ou même les supprime tout à fait : c'est le phénomène qui a reçu le nom d'accélération embryogénique ou de *tachygénèse.* L'embryologie des animaux vivants a apporté des preuves nombreuses en faveur de ces lois : sans y insister, nous nous bornerons à rappeler le cas des Cirrhipèdes, si différents des Crustacés à l'état adulte, au point d'avoir été pris pour des Mollusques, et dont la larve se développe suivant le type *Nauplius*, comme celle des Crustacés Ostracodes, Phyllopodes et Copépodes. Nous rappellerons encore que les embryons de toutes les classes de Vertébrés se ressemblent dans les premiers stades de leur développement, au point d'être difficiles à distinguer les uns des autres, et n'acquièrent que peu à peu les traits caractéristiques de chaque groupe.

La Paléontologie a-t-elle confirmé d'une manière complète ces conclusions tirées de l'embryologie des

êtres actuels? Nous pouvons aborder cette importante question par deux méthodes différentes.

La première méthode qui est la plus ancienne et la plus généralement suivie consiste à retrouver, dans les couches géologiques, des formes qui à l'état adulte reproduisent l'une des phases transitoires par lesquelles passe le développement d'un animal actuel : on donne à ces formes fossiles le nom de *types embryonnaires persistants*. La paléontologie peut nous en fournir un assez grand nombre d'exemples. Ainsi les Poissons de l'époque Primaire, tels les Ganoïdes écailleux, ont une colonne vertébrale molle, à l'état de tissu embryonnaire ou de *notochorde*, comme chez les embryons des Ganoïdes actuels ou des Téléostéens. L'ossification de la colonne vertébrale se fait progressivement depuis le Silurien jusqu'au milieu du Jurassique, échelonnant ainsi sur un parcours géologique très long les stades du développement individuel des Poissons modernes. De même les Amphibiens paléozoïques passent au point de vue de l'ossification de la colonne vertébrale par une série de phases progressives : d'abord l'état *lépospondylien*, où le tissu osseux forme un simple étui autour du centrum demeuré mou et embryonnaire (*Branchiosaurus*); ensuite l'état *temnospondylien*, où plusieurs points d'ossification se développent dans les arcs vertébraux et les apophyses vertébrales, et donnent des segments osseux qui restent libres et ne se soudent pas au centrum (*Archegosaurus*) ; enfin l'état *stéréospondylien*, où la vertèbre est complètement ossifiée comme chez les Labyrinthodontes triasiques : ces diverses phases se reproduisent dans le développement des Amphibiens et des Reptiles

actuels. Chez les Ruminants récents et modernes, les os du métacarpe et du métatarse, séparés chez l'embryon et le jeune, se soudent ensuite chez l'adulte en un os canon provenant de la fusion de deux métapodes; on connaît chez les Ruminants anciens des genres tels que le *Pæbrotherium* dans les Camélidés, le *Gelocus* dans les Tragulidés où les os métacarpiens et métatarsiens restent distincts dans l'état adulte.

On peut citer également quelques types embryonnaires persistants chez les Invertébrés. Certains Bélinuridés paléozoïques, les *Prestwichia*, ressemblent étrangement aux larves jeunes des Limules vivantes. La larve *Pentacrine* de nos *Antedon* est très comparable à plusieurs Crinoïdes fossiles. Les Oursins anciens à ambulacres linéaires conservent à l'état adulte le stade transitoire par lequel passent les Oursins plus récents à ambulacres pétaloïdes. Enfin dans les Brachiopodes, Bæcker a montré que chaque stade d'accroissement des supports brachiaux chez les Térébratulidés modernes correspond à quelque genre de Térébratulidé fossile.

Mais, il faut le dire bien nettement, ces exemples de représentation par des espèces fossiles adultes, des caractères embryonnaires ou plus exactement des caractères de jeunesse des animaux actuels ne sauraient être généralisés et demeurent jusqu'ici à l'état de faits exceptionnels.

Une deuxième méthode d'investigation plus directe et plus sûre consiste à étudier l'évolution individuelle des espèces fossiles elles-mêmes, depuis l'état jeune, sinon embryonnaire, jusqu'à la forme adulte. Malheureusement elle se heurte dans la pra-

tique, au moins dans la plupart des cas, à des difficultés matérielles presque insurmontables, provenant de la rareté des formes jeunes, d'une conservation plus délicate dans l'acte de la fossilisation.

Cependant certains groupes, et en particulier les Mollusques Gastropodes et Céphalopodes, conservent des traces intéressantes de leurs stades de jeunesse au moins en ce qui concerne les caractères de la coquille, grâce à la construction par l'animal, au cours de sa croissance individuelle, de tours de spire ou de loges d'habitation successives, dont il est assez facile d'étudier les modifications. On peut dans ce but, soit examiner des individus de diverses tailles et par conséquent de divers âges appartenant à une même espèce, soit, procédé plus sûr encore, casser la coquille pour étudier les tours internes, la démonter pour ainsi dire loge par loge depuis les tours embryonnaires jusqu'aux tours adultes et même séniles. Les coquilles d'Ammonites ont donné dans cette voie entre les mains de Sandberger, de Keyserling, de Hyatt, de Branco, de Karpinsky, de Mojsisovics, etc., des résultats très intéressants, tant au point de vue de l'évolution générale du groupe que des relations génétiques des genres et des familles.

L'attention a été particulièrement dirigée sur le développement et la complication progressive des *cloisons*, c'est-à-dire de la ligne de suture qui marque la séparation des différentes loges. Chez les Ammonéens les plus primitifs, la première cloison qui se forme immédiatement après la loge initiale ovoïde, est droite ou affectée à peine d'un léger sinus et rappelle à ce point de vue les cloisons adultes des

Nautilidés : c'est le type *asellé* de Branco. Ce type de cloison très simple ne persiste à l'état adulte chez les Ammonéens que dans un très petit nombre de genres de l'époque Dévonienne (*Cyrtoclymenia*, *Mimoceras*) ; dans les autres genres asellés de l'époque Primaire, il est limité à la première cloison. Dans un deuxième type, le type *latisellé* de Branco, la première suture est caractérisée par un large sinus convexe en avant ou *selle ventrale;* on n'observe ce type que dans les Ammonéens de l'époque Primaire et dans quelques familles de l'époque Triasique. Dans toutes les autres Ammonites triasiques, jurassiques et crétacées, la première suture réalise le troisième type ou type *angustisellé*, caractérisé par une selle centrale longue et étroite. Il y a donc dans la forme de la première suture des Ammonéens une progression allant du type asellé vers le type angustisellé, avec accélération embryogénique (tachygénèse), c'est-à-dire suppression d'abord du stade asellé, puis du stade latisellé à mesure que l'on s'élève dans la série des âges.

Si, partant de la première cloison asellée, latisellée ou angustisellée, mais toujours très simple, on étudie les lignes de suture successives d'une même espèce d'Ammonite, on voit ces cloisons se compliquer graduellement : la selle médiane ou ventrale se creuse d'abord en son milieu d'un sinus ou *lobe ventral*, au fond duquel apparaît ensuite fréquemment une saillie ou *selle ventrale secondaire;* en même temps on voit se produire, sur les côtés de la ligne de suture, des selles et des lobes latéraux et accessoires de plus en plus complexes. A partir de la troisième suture, commence chez tous les Ammonéens le stade *Goniatite* caractérisé par plusieurs

lobes et selles simplement ondulés, sans denticulations secondaires. Toutes les formes d'Asellés et de Latisellés où les sutures s'arrêtent *chez l'adulte* à ce faible état de complication constituent le groupe des Goniatites qui sont cantonnées dans les temps Primaires. Cette grande famille présente des types très variés dont chacun marque un arrêt dans l'une des phases de développement que traversent les Ammonites proprement dites. Dans celles-ci, la ligne suturale ne reste pas à cet état de simplicité; elle se complique à la fois par la multiplication des selles et des lobes et par la subdivision de ces parties : dans les *Cératites* du Trias, apparaît un premier degré de complication dans lequel les selles ou parties convexes restent intactes, tandis que les lobes ou parties concaves sont entaillés par de fines dentelures. Enfin dans la plupart des Ammonitidés, selles et lobes sont non seulement denticulés, mais subdivisés à l'infini donnant le type de cloison *persillée*, qui rappelle les multiples découpures d'une feuille de persil.

L'un des résultats les plus intéressants de ces études a été de constater que les Ammonites dont les cloisons sont les plus compliquées à l'état adulte présentent successivement d'abord le *stade Goniatite*, puis quelquefois le *stade Cératite* avant d'arriver au stade Ammonite qui est acquis à partir du diamètre de 3 à 4 millimètres au plus. Cependant Hyatt et Branco ont fait voir que le stade Cératite est en général sauté et que la suture du type Goniatite passe directement au stade Ammonite.

Les paléontologistes modernes se servent avec grand avantage des caractères de la ligne de suture dans les

tours *embryonnaires* et *éphébiques* des Ammonites pour découvrir les relations ancestrales de genres en apparence fort éloignés les uns des autres par les caractères des tours adultes. Parmi les plus remarquables tentatives faites dans cette voie, on doit citer le travail de Karpinsky sur la phylogénie de la famille des *Prolecanitidés*, travail dans lequel le savant russe a suivi avec le plus grand soin et en plusieurs rameaux, le développement ontogénique et l'ordre d'apparition des genres, depuis les *Ibergiceras* et les *Prolecanites* du Dévonien jusqu'aux *Lecanites* et aux *Norites* de l'époque Triasique. De même Hyatt, utilisant à la fois le développement des cloisons, l'enroulement de la coquille et ses détails d'ornementation extérieure, a essayé de tracer l'évolution des genres de la grande famille des *Ariétidés :* rattachée peut-être aux *Gymnites* triasiques, la forme radicale du groupe est le genre *Psiloceras* de l'étage Hettangien, duquel dériveraient deux branches d'Ariétidés. La première, ou *rameau plissé*, a pour forme ancestrale une variété plissée de *Psiloceras planorbe*, qui passe par le resserrement des plis et leur transformation en côtes saillantes aux espèces successives du genre *Schlotheimia*. Ce même rameau donne, par bifurcation, une autre série caractérisée par l'apparition sur la ligne médiane d'une forte carène entre deux sillons longitudinaux : cette serie donne successivement les *Caloceras*, puis les *Vermiceras* du Lias inférieur. La deuxième branche, ou *rameau lisse*, dérive d'une variété lisse du même *Psiloceras planorbe*, à suture plus compliquée. Les tours embryonnaires de toutes les formes de ce rameau seront donc lisses; puis des côtes et une

forte carène apparaissent chez les *Arnioceras;* cette carène s'accentue enfin et se délimite par deux sillons chez les énormes *Coroniceras* du Sinémurien. Une subdivision de ce rameau, dans laquelle les tours deviennent graduellement embrassants et où la coquille s'aplatit, aboutit par l'intermédiaire des *Agassiceras* aux coquilles discoïdes et à bord tranchant des *Oxynoticeras*. C'est encore par l'étude de l'évolution individuelle de la ligne suturale que G. Sayn a démontré les attaches ancestrales inattendues de ces *Oxynoticeras* à coquille lisse et tranchante du Jurassique avec les coquilles très élégamment ornées qui constituent l'intéressante petite famille des *Pulchelliidés* barrémiennes. On peut espérer que, dans un avenir assez prochain, les spécialistes pourront arriver, grâce à cette méthode de l'ontogénie individuelle, à tracer avec précision les innombrables rameaux phylitéques du grand groupe des Ammonéens.

Pour l'étude de l'évolution des Lamellibranches, Félix Bernard a employé une méthode un peu différente de celle que nous venons d'indiquer pour les Ammonites. Il a recherché avec soin les coquilles embryonnaires (naissain), que l'on trouve en extraordinaire abondance dans certains gisements tertiaires, tels que les sables miocènes de Saint-Paul de Dax, où il a pu suivre les modifications de la charnière, de la position du ligament et des muscles adducteurs que certains genres éprouvent au cours de leur évolution individuelle. Jackson, qui a suivi de son côté les divers stades de développement d'un grand nombre de formes, a montré que la coquille primitive apparaît comme une mince cuticule en

forme de selle, impaire, analogue à la coquille primitive des Gastropodes; puis un dépôt de calcaire se fait aux deux extrémités de cette membrane donnant une coquille bivalve ou *prodissoconque* primitive. Dans tous les genres où on a pu l'observer, Huîtres, *Cardium*, *Pecten*, etc., la prodissoconque est équivalve, à charnière droite, dépourvue de dents, à sommets arrondis et peu saillants; dans tous les cas, l'animal est pourvu de deux muscles adducteurs et ne devient *monomyeire* que par des modifications subséquentes, qui interviennent également pour la direction des crochets, la position du ligament, la fixation de la coquille, son ornementation, etc. La prodissoconque reste souvent visible et nettement distincte du reste de la coquille jusqu'à un certain âge. Le développement des dents de la charnière est particulièrement intéressant à suivre dans certaines familles : chez les Huîtres, qui sont dépourvues de dents à l'état adulte, Munier-Chalmas a pu observer sur les coquilles embryonnaires des dents disposées en séries comme chez les Nucules et les Arches actuelles. Ce type de charnière à dents crénelées ou type *Taxodonte* paraît être, en effet, selon Jackson, la forme la plus primitive des charnières de Lamellibranches; les Nucules, les Arches, les *Pectunculus* vivants seraient en quelque sorte les *types embryonnaires persistants* de cet ordre de Mollusques. D'autre part, chez les Pectinidés, dépourvus aussi de dents cardinales à l'état adulte, il existe au début deux paires de dents obliques, symétriques, qui rappellent les dents des Spondyles et des Plicatules, et indiquent des affinités ancestrales avec les types du groupe

Isodonte. Ainsi, l'étude des stades embryonnaires a permis déjà et permettra sans doute mieux encore d'établir les rapports phylogéniques réels des diverses familles de Lamellibranches.

Chez les Vertébrés, l'étude du développement individuel est d'une application plus restreinte parce que les sujets embryonnaires ou même jeunes ne se conservent généralement pas à l'état fossile, et que les progrès de l'ossification font naturellement disparaître à l'état adulte les phases par lesquelles a pu passer l'embryon et le jeune individu. On peut citer, à titre d'exemple exceptionnel, la *dentition de lait* des Mammifères, qui se conserve assez fréquemment à l'état fossile et donne des indications fort intéressantes, quoique d'une interprétation assez délicate. Plusieurs opinions ont été émises en effet sur la signification de la denture de lait par rapport à la dentition définitive. Les uns y ont vu une sorte de réminiscence de la structure dentaire ancestrale. Selon Rütimeyer, la dentition de lait des Ongulés conserve assez souvent des caractères appartenant aux formes géologiquement et génétiquement plus anciennes, caractères qui n'apparaissent plus dans la dentition définitive. Nous aurions ainsi un moyen de prendre un aperçu rétrospectif de la généalogie de chaque groupe. D'autres paléontologistes ont vu, au contraire, dans la structure des dents de lait un *écho prophétique* de la dentition future des descendants du même groupe. L'observation impartiale indique que ni l'une ni l'autre de ces hypothèses n'est complètement justifiée. Les molaires de lait des Ongulés et de la plupart des autres ordres se distinguent des molaires de seconde dentition par

leur forme plus allongée, leur couronne plus basse, leur émail plus mince, leurs détails de structure plus compliqués. Selon Stehlin, les molaires de lait des Imparidigités sont, sous certains côtés, plus *conservatives*, sous d'autres côtés, plus *progressives* que les molaires permanentes : d'une part, elles conservent le type de couronne bas ou *brachyodonte* des types anciens de ce groupe par opposition au type élevé ou *hypsélodonte* des représentants plus modernes et, de ce fait, il est permis d'y voir une sorte de rappel ancestral ; mais, d'autre part, la complication des plis d'émail, le développement de crêtes, de crochets, de tubercules surnuméraires, etc., sont plus en rapport avec une évolution progressive qui apparaît quelquefois dans la dentition définitive des descendants, et doit peut-être alors être regardée comme un écho prophétique. Cependant, dans bien des cas, selon Stehlin, ces complications de structure, peuvent être plus simplement mises sur le compte de la faible épaisseur de l'émail.

CHAPITRE XXV

L'origine des espèces et des genres.

Ignorance des causes premières. — Deux hypothèses : variation lente et variation brusque. — Lenteur de l'évolution directe ou normale. — Divergence par isolement géographique. — La variation brusque ou saltation de de Vries. — Applications aux animaux fossiles. — Conclusions.

Nous touchons maintenant à l'un des problèmes les plus importants qui se soient présentés à nous, celui de l'origine des espèces et des genres au cours de l'histoire paléontologique de la terre. Nous n'aborderons point ici dans le détail la discussion générale si souvent renouvelée sur les *causes premières* des variations survenues chez les êtres vivants et fossiles, c'est-à-dire sur la formation des nouvelles espèces. Faut-il, avec Lamarck, Herbert Spencer, Roux, Cope, Osborn, Hyatt et toute l'école néo-lamarckienne moderne, chercher la cause de ces changements dans une tension mécanique active des organismes, dans un effort des êtres vers une adaptation aussi parfaite que possible aux conditions du milieu? Ou bien avec Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire, Semper, Clessin, Locard, Dall, Schmankewitz, etc., dans une action directe et passive du milieu ambiant sur les organes

des animaux et finalement sur leur structure générale? Devons-nous avec Darwin, Wallace, Huxley, Hæckel et toute l'école darwinienne, voir la cause efficiente des changements des êtres dans la concurrence vitale, ayant pour conséquence une sélection naturelle avec survie des plus aptes à soutenir la lutte? Convient-il de faire une part à des hypothèses plus mystérieuses ou plus obscures, telles que la théorie de Weissmann sur la *continuité du plasma germinatif*, transmis par les parents avec des qualités spéciales que développe ensuite la sélection, ou à l'hypothèse de Nægeli sur une tendance naturelle et permanente de chaque individu vers un état plus parfait, tendance qui s'ajoute à la sélection darwinienne pour déterminer l'évolution des caractères morphologiques? Transportée sur ce terrain, la question de l'origine des espèces s'élève jusqu'à un problème de haute philosophie biologique, dont la discussion reste toujours ouverte et sur lequel l'accord des naturalistes n'est pas à la veille de se faire.

Ce qu'il est permis d'affirmer, c'est que la théorie darwinienne de la concurrence vitale, trop exclusive, a dû subir depuis un quart de siècle l'assaut d'objections graves qui lui ont fait perdre beaucoup de terrain. Brown et A. Braun ont fait valoir l'inutilité évidente de beaucoup d'organes qui, dans l'hypothèse de la sélection, n'auraient dû ni se produire ni se modifier. H. Spencer a montré que les très petites variations ne sauraient être utiles à l'individu, ni par suite recueillies par la sélection. Enfin, Dollo et Rosa ont établi dans ces dernières années que la variation des groupes n'était pas indéfinie, comme le voudrait la théorie de Darwin, mais au contraire limitée

par une durée de temps variable selon les groupes.

Il semble que la majeure partie des naturalistes modernes se rallie de préférence aux théories lamarckiennes fondées à la fois sur l'action des conditions extérieures et sur la réaction mécanique de l'organisme (usage ou non-usage des organes, tensions et pressions diverses, etc.) à l'égard du milieu qui l'environne. Mais beaucoup de paléontologistes, frappés à juste titre par les faits inexplicables d'extinction brusque de groupes entiers, comme les Trilobites, les Ammonites, les Dinosauriens, etc., et par la marche constante des rameaux phylétiques vers une spécialisation intensive et souvent exagérée, voudront sans doute ajouter à ces causes plutôt extérieures de variation une autre *force inconnue*, d'ordre plus intérieur, qui limite la variation des groupes, comme si chacun d'eux ne possédait dès son origine qu'une certaine quantité de sève dont l'épuisement se produit plus ou moins vite et entraîne l'extinction fatale du rameau.

Laissant de côté ces problèmes palpitants, mais d'une solution difficile, nous nous cantonnerons dans le domaine plus étroit des faits paléontologiques et nous tenterons de préciser le *mécanisme observable* de l'apparition des formes fossiles, ou, si l'on préfère, les *procédés* mis en œuvre par la nature dans la formation des espèces et des genres et le développement de nouveaux rameaux.

Deux opinions ont été émises, et depuis très longtemps, sur le mode de naissance des espèces nouvelles. Les uns y voient le résultat de *modifications lentes et graduelles*, accumulées par l'effet du temps. D'autres, au contraire, croient à l'*apparition brusque*

et spontanée de variations, assez distinctes d'emblée pour constituer de véritables espèces; c'est l'hypothèse de la variation brusque ou *saltation*.

Il ne nous paraît pas impossible de faire peut-être une part à chacun de ces deux procédés; mais il faut établir au préalable une distinction fondamentale — et qui nous semble avoir été jusqu'ici trop négligée — entre l'*évolution directe* et pour ainsi dire normale d'un rameau déjà formé, et la *variation latérale* qui seule peut conduire à la naissance de nouveaux rameaux et à la divergence des groupes.

En nous reportant aux notions acquises plus haut sur les *rameaux phylétiques*, nous savons par les importantes recherches de Waagen, de Neumayr, de Branco, de Mojsisowics, de Hyatt, etc., qu'il est possible de constituer, à l'aide des animaux fossiles, des *séries de formes* dont les différents termes ou *mutations*, suivis pas à pas, d'étage en étage et même de zone en zone, sont reliés les uns aux autres par des transitions presque insensibles. Le nombre de ces séries, établies d'abord dans quelques familles de Mollusques, est devenu aujourd'hui très considérable et on les a retrouvées avec des caractères identiques dans tous les groupes des Invertébrés et des Vertébrés. Si l'on se borne à comparer entre elles les mutations voisines, les écarts qui les séparent sont très faibles et paraissent trop insignifiants pour mériter d'être distingués à titre d'espèces. Mais si on saute par-dessus un certain nombre de ces formes intermédiaires, et surtout si l'on vient à comparer les types extrêmes d'un même rameau, on observe des différences assez importantes pour justifier la séparation non seulement d'espèces, mais même

quelquefois de genres parfaitement légitimes. Tout paléontologiste ayant étudié avec soin un groupe quelconque d'animaux fossiles s'est trouvé en présence de ces séries de formes ou *rameaux phylétiques*, se décomposant par segments transversaux en espèces et en genres, comme nous en avons cité plus haut des exemples remarquables chez les Proboscidiens et chez les Anthracothéridés.

Il est vrai, et c'est là une remarque importante, que les espèces et les genres ainsi formés par l'évolution directe et normale d'un rameau restent toujours très étroitement apparentés entre eux, et ne présentent point d'écarts assez considérables pour être rangés dans des *familles naturelles* distinctes. Il faut observer aussi que cette évolution semble se produire d'une manière pour ainsi dire spontanée, et indépendante de l'action de causes modificatrices empruntées au milieu extérieur. *Le procédé de la variation lente s'impose donc à tout observateur comme la règle générale de l'évolution directe des rameaux phylétiques.*

Suivons maintenant le sort de ces séries naturelles, d'une part vers leur terminaison, de l'autre vers leur début. Nous avons déjà dit, à propos des causes de l'extinction des espèces, que la durée de ces rameaux est plus ou moins longue, mais que toujours, après avoir obéi aux lois de l'augmentation de grandeur et de la spécialisation progressive, ils se terminaient brusquement par extinction, sans laisser de descendants. Il faut excepter, bien entendu, les rameaux qui évoluent encore sous nos yeux et qui comprennent tous les animaux de la faune actuelle. A leur partie inférieure, les rameaux phylétiques

peuvent également se suivre plus ou moins longtemps, mais ils s'arrêtent presque toujours aussi d'une manière brusque; ou plutôt ils *semblent* s'arrêter, parce que l'observateur se trouve en présence d'un *hiatus*, qui s'explique par une *migration*, d'origine lointaine, du groupe considéré. Pour continuer à suivre l'évolution du rameau, il faudrait peut-être à plusieurs reprises se transporter dans des centres géographiques éloignés et souvent même inconnus. Nous reviendrons plus loin en détail sur ces phénomènes de *migrations*, qui ont joué un rôle de tout premier ordre dans les changements de faunes aux temps géologiques. Il est probable que lorsque l'exploration du globe sera plus avancée, il sera possible aux paléontologistes de ressouder bout à bout ces *segments* brisés par les phénomènes de migration et de rétablir la continuité des mutations successives des innombrables rameaux parallèles qui représentent l'ensemble du monde animal. Nul doute que la *transformation lente* ne se présente alors comme le procédé le plus normal et le plus généralisé de l'évolution paléontologique.

Mais si le mécanisme que nous venons d'étudier permet d'expliquer le développement régulier des espèces et des genres d'un même rameau naturel, en revanche, il ne paraît pas à même de provoquer les divergences nécessaires pour amener la bifurcation des divers rameaux d'une même famille, et celles plus importantes encore qui doivent conduire à la différenciation des ordres, des classes et des divisions supérieures du règne animal. C'est ici probablement que doivent intervenir des mécanismes plus rapides que nous allons essayer d'analyser.

Un premier procédé de divergence, d'une rapidité encore assez faible, nous est offert par l'*isolement géographique*, combiné avec les *changements du milieu*. L'étude de la variation des espèces dans la nature actuelle nous a déjà montré le rôle important que joue le cantonnement géographique dans la création de *variétés* ou *races locales*, particulièrement nombreuses parmi les Mollusques à habitat terrestre ou fluvio-lacustre. Nous avons rappelé avec Neumayr les remarquables exemples de cantonnement fournis par les Achatinelles des îles Hawaï, les *Iberus* de Sicile et les *Melanopsis* du bassin méditerranéen. Dans ces trois groupes, la divergence des formes extrêmes est tellement marquée qu'aucun naturaliste n'hésite, malgré l'existence de termes intermédiaires, à y voir des espèces parfaitement distinctes; quelques mâlacologistes ont pu même proposer, en ce qui concerne les *Melanopsis*, d'y reconnaître la formation de trois genres, il est vrai très étroitement apparentés. L'isolement dans des îles constitue, pour les animaux terrestres, Vertébrés ou Invertébrés, qui sont dépourvus de moyens de locomotion aérienne, l'une des conditions les plus favorables à la divergence des formes locales : l'un des cas les plus remarquables est assurément celui des Tortues de terre géantes qui constituent deux groupes d'espèces dont presque chacune est spéciale à l'une des îles de l'archipel des Mascareignes et de celui des Galapagos ; nul doute que chacun de ces deux groupes ne représente la différenciation d'un même type originel peu à peu modifié par l'isolement insulaire.

L'influence modificatrice de l'isolement est aussi

très facile à observer chez les animaux de nos eaux douces, qu'il s'agisse de fleuves ou de lacs : les espèces d'Unios, d'Anodontes, de Limnées sont souvent rigoureusement cantonnées dans un même bassin hydrographique. Tous les naturalistes connaissent les profonds changements morphologiques et physiologiques, comme la perte de la respiration pulmonaire subie par certaines formes de Limnées abyssicoles qui habitent les grandes profondeurs du lac Léman. L'isolement s'accompagne ici, comme dans presque tous les cas analogues de modifications concomittantes dans les conditions du milieu. L'exemple souvent cité depuis les travaux de Neumayr et Paul, des Paludines ornées des grands lacs levantins, est particulièrement instructif à cet égard : ces grandes nappes d'eau douce qui couvraient le bassin du Danube, la péninsule balkanique, une partie de la mer Égée actuelle, pendant la durée de l'époque Pliocène, ont dû, sans doute, grâce à des phénomènes intensifs d'évaporation des eaux, présenter une saturation plus complète en sels de chaux, qui a favorisé l'épaississement de la coquille sous forme de carènes et de tubercules d'autant plus accentués que l'on s'élève plus haut dans la série des couches. Cette explication chimique ou tout autre analogue est d'autant plus vraisemblable que le phénomène affecte non seulement les Paludines, mais presque tous les autres genres de Mollusques de ces formations levantines. La divergence qui sépare les Paludines ornées des Paludines lisses de nos eaux douces actuelles est assez forte, non seulement pour justifier la création d'un grand nombre d'espèces, mais même à de véritables genres qui ont reçu les

noms de *Tulotoma*, *Tylopoma*, *Boskovicia*. Ici, l'influence de l'isolement s'associe à des changements dans la nature des eaux, pour aboutir à la formation de multiples petits rameaux, à évolution parallèle plus ou moins longue.

La faune si étrangement variée des Mollusques du lac Tanganyka nous offre un saisissant exemple de l'étendue de ces divergences obtenues par la voie de l'isolement géographique. Plusieurs des genres de coquilles d'eau douce spéciaux à ce lac, rappellent par la forme extérieure certains genres de Mollusques marins, les *Trochus*, les *Turbo*, les Littorines, etc., au point qu'on a pu quelquefois soutenir qu'il s'agissait réellement d'une *faune marine résiduelle*, emprisonnée dans une dépression continentale et peu à peu adaptée à une dessalure graduelle des eaux. Il paraît plus vraisemblable de considérer les genres du Tanganyka comme des Mélanidés très divergents, c'est-à-dire comme des types d'eau douce ou un peu saumâtre, séparés de leurs congénères depuis plusieurs périodes géologiques et ayant acquis, grâce à l'isolement, des caractères très spécialisés, ayant la valeur de genres et peut-être même de familles distinctes.

Chez les animaux à habitat marin, les conditions d'isolement sont plus difficiles à réaliser que pour les animaux terrestres et d'eau douce; aussi les divergences qui séparent les formes régionales y sont-elles, en général, beaucoup moins accusées. Ce fait d'observation constante est un argument très solide en faveur de l'influence de l'isolement géographique sur la formation d'espèces et de genres par voie de divergence latérale.

Mais cette influence de l'isolement, si importante soit-elle dans la création de nouveaux rameaux phylétiques, n'est sans doute pas exclusive d'autres causes de variations encore plus rapides dans leurs effets. Nous voulons parler du phénomène de la variation brusque ou *saltation*, sur lequel l'attention des naturalistes a été vivement attirée dans ces derniers temps par les observations de Nilsson et de Hugo de Vries. A la vérité, l'hypothèse d'une variation des espèces par sauts brusques est de date très ancienne. Entrevue d'une manière fort nette par Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire dès les débuts du XIX[e] siècle, elle a été ensuite adoptée et défendue par Haldemann, par Cope, par Dollo et par beaucoup d'autres paléontologistes. Ces derniers voyaient surtout là un moyen commode d'expliquer par une autre voie que par l'éternel argument un peu usé de l'insuffisance des documents paléontologiques, les brusques apparitions de groupes et l'absence de formes de passage, phénomènes si fréquents, on pourrait dire si généraux, au cours de l'histoire du développement des animaux fossiles. Mais, il faut bien le reconnaître, la saltation demeurait toujours, dans le domaine paléontologique, à l'état de simple hypothèse théorique, dépourvue de toute sanction de fait véritablement démonstrative. Il n'est plus permis maintenant d'adresser la même critique aux curieuses observations faites sur la variation brusque de quelques végétaux actuels.

Le point de départ des expériences de de Vries a été la culture des *variétés anormales* ou *monstrueuses* de certaines plantes sauvages. La Cardère lui a fourni en particulier une variété à tige contournée

en spirale, dont l'embryon se distingue du type normal par la présence de trois cotylédons au lieu de deux; cette variété tordue qui apparaît accidentellement, et d'une manière brusque, se maintient par l'hérédité. Mais les découvertes capitales du professeur d'Amsterdam ont porté sur les Œnothères, plantes de jardin à grandes fleurs jaunes, d'importation américaine. Dans un champ en friche près d'Hilversum, envahi par des *Œnothera Lamarckiana*, il remarqua dans cette espèce de nombreuses variétés monstrueuses, les unes à tige tordue, d'autres à rameaux soudés entre eux; d'autres, enfin, à feuilles concaves ou à pétales en nombre variable. Parmi ces formes anormales, deux surtout se montraient remarquables par l'absence d'individus intermédiaires, soit entre elles, soit avec l'espèce type ; c'étaient deux véritables espèces, jusque là inconnues, et détachées sans aucun doute possible de l'*Œnothera Lamarckiana* depuis moins de vingt-cinq ans. Ces nouvelles espèces ont maintenu constamment leurs caractères dans les cultures faites par ce savant sur des milliers d'individus. L'origine de ces nouvelles Œnothères ne peut s'expliquer que par l'*apparition brusque* d'individus aberrants ayant peut-être subi dans leurs graines, comme cela a lieu chez la Cardère, une modification accidentelle qui s'est traduite par une variation également brusque chez la plante adulte. Ces variations se maintenant indéfiniment par hérédité, n'y a aucune raison de leur refuser le titre d'espèce.

Nilsson est arrivé à des résultats analogues en observant au laboratoire de Svalöf, en Suède, les variations brusques qui se produisent sur les épis de

diverses espèces de céréales. Quelques-unes de ces variations, avantageuses pour l'agriculture, constituent de véritables espèces nouvelles dont les caractères se maintiennent constants par hérédité, dans toutes les conditions de milieu.

Quant à la cause profonde de ces variations brusques[1], qui méritent d'être désignées sous le nom d'*explosions*, elle est difficile à préciser : les uns ont invoqué des blessures de l'embryon ou de l'individu jeune (Blaringhem), d'autres des piqûres d'insectes (A. Gautier); d'autres, enfin, l'action de champignons parasites. Mais il faut bien reconnaître que la recherche de ces causes premières reste, comme en toute matière scientifique, enveloppée encore d'une grande obscurité.

Les observations paléontologiques permettent-elles de reconnaître dans les transformations des animaux fossiles, des procédés d'explosion analogues à ceux qui ont été mis si nettement en lumière par les botanistes modernes? Comme nous l'avons déjà dit plus haut, on ne saurait se contenter, dans une question aussi grave, d'une simple réponse *théorique* qui trouverait dans la variation brusque une explication plus ou moins plausible des difficultés que rencontre, en paléontologie, la démonstration précise de l'hypothèse transformiste. Il serait, en vérité, trop

1. De Vries a proposé de désigner ces phénomènes de changements brusques sous le nom de *mutations*. C'est là une expression très regrettable et qui ne saurait être acceptée, car Waagen a donné le même nom, bien avant De Vries, au phénomène, diamétralement opposé, de la variation lente et graduelle des espèces fossiles, suivies pas à pas et de couche en couche à travers les terrains sédimentaires. Il est préférable d'attribuer au phénomène observé par De Vries le nom, d'ailleurs beaucoup plus expressif, d'*explosions*.

commode de dire que si nous ne rencontrons dans les couches terrestres aucun intermédiaire entre les Gastropodes et les Lamellibranches, ni entre les Reptiles et les Mammifères, c'est que le premier Lamellibranche ou le premier Mammifère ont apparu par un procédé de divergence tellement rapide qu'il ne reste aucune trace des chainons intermédiaires que nécessite l'hypothèse de l'évolution lente et continue. Il faut d'ailleurs remarquer que les explosions de De Vries ou de Nilsson, si intéressantes soient-elles au point de vue biologique, se bornent à déterminer la création d'espèces affines, tellement voisines même, que nul naturaliste ne songerait à les grouper dans des genres différents. En admettant donc que l'évolution paléontologique eût procédé par sauts aussi modestes que ceux des Œnothères ou des céréales, nous n'en serions pas moins dans l'obligation, pour prouver l'origine reptilienne des Mammifères, d'exhumer des couches permiennes ou triasiques toute une longue série de genres et d'espèces intermédiaires qui font pour le moment tout à fait défaut.

En se limitant aux faits strictement observables, on ne saurait dire que la paléontologie permette, à l'heure actuelle, de préciser un seul fait bien démontré de *saltation*, une seule série de changements brusques permettant d'expliquer la divergence de deux genres, de deux familles et encore moins de deux ordres d'animaux fossiles. Il existe cependant un certain groupe de faits d'observation assez fréquents, qui apportent à l'hypothèse de la variation brusque au moins un certain degré de probabilité dans quelques cas. Nous voulons parler de la ten-

dance intermittente que présentent les rameaux à produire, dans certains moments de leur évolution régulière, de nombreuses variations tournant autour du type principal, variations que quelques paléontologistes nomment simplement des variétés, tandis que d'autres, et c'est le plus grand nombre, les décrivent comme des espèces distinctes. Ces périodes de *crise* ou si l'on veut d'*affolement* dans la morphologie de certains types, alternent en général avec des périodes de calme relatif ou de variabilité plus faible, pendant lesquelles le rameau poursuit avec lenteur et régularité les étapes normales de son développement : c'est ainsi que les Ammonites du genre *Neumayria*, montrent à l'époque Kimméridgienne, dans les calcaires de Crussol, une véritable explosion de formes multiples qui contraste avec la pauvreté des variations du même rameau pendant l'Oxfordien et le Séquanien. On peut citer encore dans le même groupe des Ammonites la brillante floraison, à l'époque barrémienne, de la famille des Pulchelliidés, dont on commence à peine à découvrir quelques maigres représentants dans les étages précédents, Hauterivien et Valanginien. Nous pouvons indiquer encore dans le même ordre d'idées le bel épanouissement à l'Époque Miocène des Oursins du genre Clypéastre et des Mollusques de la famille des Pectinidés, groupes l'un et l'autre très pauvres en espèces, d'ailleurs de petites dimensions, dans la première moitié des temps tertiaires. Les Vertébrés présentent aussi des faits analogues : la brusque expansion des Ichthyosaures dans le Lias, des Pythonomorphes dans la Craie blanche, des Dinosauriens Sauropodes dans le Jurassique supérieur,

la multiplicité des rameaux des *Lophiodon* dans l'Éocène moyen, des *Palæotherium* dans l'Éocène supérieur, des Antilopes dans le Miocène supérieur, des Cervidés dans le Pliocène récent, etc., indiquent dans ces différents groupes des *moments* de vitalité très intensive qui s'accordent assez bien avec l'hypothèse d'une divergence plus ou moins brusque de leurs nombreux rameaux.

Ainsi l'évolution des être fossiles présenterait deux *mécanismes* distincts : l'un continu, et pour ainsi dire normal, par lequel les rameaux phylétiques une fois formés se développent lentement et par mutations graduelles, suivant certaines lois qui les conduisent fatalement à la sénilité et à l'extinction; l'autre intermittent, et par lequel des rameaux nouveaux prennent naissance en divergeant des rameaux plus anciens et déjà plus ou moins évolués. Cette divergence semble d'ailleurs pouvoir se produire par deux procédés au moins : l'un certain, l'*isolement géographique*, d'allure relativement assez lente, mais pouvant conduire à des divergences considérables qui prennent, suivant le temps écoulé, la valeur de races locales, d'espèces et de genres; l'autre. moins bien démontré, mais d'allure plus rapide, dont les *explosions* ou *créations brusques* d'espèces, étudiées par De Vries sur quelques plantes actuelles, peuvent sans doute nous donner une idée. Nous pouvons concevoir par l'un et par l'autre de ces procédés la différenciation d'espèces, de genres, et peut-être même de familles, en faisant appel à la durée presque illimitée des temps géologiques. Mais il faut savoir faire l'aveu que nous sommes à l'heure actuelle tout à fait im-

puissants à observer et même à expliquer autrement que par de simples vues théoriques les divergences fondamentales qui séparent les ordres, les classes et les grands embranchements du Règne animal.

LIVRE VII

LE ROLE DES MIGRATIONS

CHAPITRE XXVI

Les migrations des animaux marins.

Relation des migrations des êtres avec la paléogéographie. — Les migrations des animaux marins. — L'influence des courants. — Les déplacements de rivage et la migration du milieu. — Le rôle des transgressions.

Lorsque les paléontologistes essaient de suivre, à travers des périodes géologiques de plus en plus anciennes, la série des formes animales qui représentent l'évolution naturelle d'un rameau, ils sont presque toujours arrêtés, après un trajet géologiqu plus ou moins long par un *hiatus* tout à fait infrai chissable. De même que nous avons vu les rameau se terminer à leur partie supérieure par une extinction brusque, de même il semble que la plupart d'entre eux apparaissent brusquement et tout formés, comme s'ils avaient été créés de toutes pièces dans la contrée que l'on considère. Cet *arrêt apparent* dans le

début de l'évolution de chaque rameau s'explique par l'arrivée brusque du groupe considéré dans la région du globe que l'on étudie. Il importe de préciser cette loi générale des changements de faunes par voie de migrations et d'en faire ressortir la haute valeur.

L'importance des migrations d'animaux terrestres, corrélatives des grands changements dans la *paléogéographie* des continents, a été pleinement reconnue il y a un siècle par G. Cuvier. L'illustre fondateur de la paléontologie avait été frappé à juste titre de l'absence ou de la rareté des formes de passage entre les faunes fossiles superposées. Exagérant sans doute un peu, faute de documents, les conséquences de ce fait d'observation, Cuvier avait conclu au renouvellement intégral des faunes, non point par des *créations* successives, comme on le lui a souvent fait dire bien à tort, mais par des migrations lointaines d'animaux étrangers à la région. Plus tard, de nombreux paléontologistes, Darwin, Wallace, Lydekker, Zittel, Schlosser, Gaudry, Dollo, Osborn, Matthew, Ameghino, Depéret pour les Vertébrés terrestres, Pictet, Desor, Fischer, Tournouër, Wood, Murray, Dolfus, Fontannes, Van den Broeck, etc., pour les Invertébrés, ont porté leurs études sur ces phénomènes et en ont fait ressortir la portée. Bien que les observations faites dans cette voie présentent encore de nombreuses lacunes et comprennent beaucoup de données un peu hypothétiques, les résultats obtenus dès à présent n'en présentent pas moins un intérêt de premier ordre et méritent de retenir toute notre attention.

D'une manière très générale, il est permis d'affir-

mer que l'évolution d'un groupe ne s'est presque jamais faite sur un même point du globe. Presque toujours, les représentants successifs d'un rameau doué d'une longévité tant soit peu considérable, ont émigré à plusieurs reprises au cours de leur histoire, s'éteignant dans une région pour aller poursuivre dans autre une contrée plus ou moins lointaine, une phase nouvelle de leur destinée morphologique. L'évolution d'un groupe, toutes les fois qu'il est possible de la reconstituer avec précision, se présente donc sous la forme d'une ligne brisée dont les différents segments sont empruntés à des centres géographiques parfois fort éloignés, et ne peuvent souvent être rapprochés les uns des autres que par le progrès de l'exploration géologique de terres encore mal étudiées. On peut dire que la plupart des tentatives de *phylogénie* ou d'*enchaînements* ébauchées par les paléontologistes, pêchent surtout parce que leurs auteurs ont voulu presque toujours retrouver sur place, dans le sol même de la contrée qu'ils habitent, les divers chaînons de l'évolution d'un même groupe. Pour faire l'histoire paléontologique réelle d'un rameau d'animaux fossiles, il faut s'attendre à être obligé de changer plusieurs fois de pays.

Les migrations des êtres marins ou terrestres se trouvent nécessairement en relation étroite avec les changements géographiques, tels que des effondrements qui ouvrent des communications nouvelles entre deux mers jusque-là distinctes, ou au contraire des régressions marines qui permettent des connexions entre des continents d'abord séparés. C'est ainsi, pour citer un exemple emprunté à des événements géologiques assez récents, que les effondre-

ments de la fin du Pliocène, qui ont créé la mer Égée et la mer de Marmara et ouvert le Bosphore, ont permis à la faune actuelle de la Méditerranée de prendre possession du domaine de la mer Noire jusque-là occupé par des mers intérieures à faune saumâtre très spéciale.

C'est ainsi encore que la fermeture de l'isthme de Panama à l'époque Pliocène a établi une connexion de date très récente entre les deux Amériques, permettant seulement à cette époque des échanges d'animaux terrestres dans les deux sens, les Mastodontes et les Chevaux émigrant vers le Sud, tandis que les Édentés s'introduisaient par une migration inverse dans l'Amérique du Nord.

L'histoire précise de ces modifications dans les contours des mers et des continents à chacune des époques géologiques est donc un élément néces saire et une base solide pour comprendre les migra grations des êtres fossiles. Depuis que la voie a ét ouverte par la brillante tentative de Neumayr sur la géographie des temps jurassiques, les études de *paléogéographie* ont pris une place de plus en plus importante dans les préoccupations des géologues. Nous possédons à l'heure actuelle une série d'esquisses géographiques établies par divers auteurs, d Lapparent, Frech, Osborn, Matthew, etc., essayant d retracer l'emplacement des terres et des mers depu les époques géologiques les plus récentes jusqu'aux temps les plus reculés. Ces esquisses diffèrent un peu entre elles suivant l'interprétation des fai géologiques, principalement selon le degré d'impo tance que les auteurs ont attribué aux phénomènes d'érosion et de démantèlement des anciennes f

mations marines. Telle carte admettra par exemple avec Neumayr, le recouvrement complet du Plateau Central français par les mers jurassiques; tandis que telle autre figurera en ce point une île de dimensions plus ou moins grandes. La concordance entre les divers auteurs s'établit en général d'une manière d'autant plus complète, qu'il s'agit de périodes géologiques moins éloignées de nous : ainsi les cartes des différents étages tertiaires offrent dès à présent une base de discussion beaucoup plus précise que les cartes des temps secondaires et surtout que celles des temps primaires.

Mais si la paléogéographie est de nature à nous éclairer sur les phénomènes de migration, en revanche, et par une sorte de choc en retour, les faits bien constatés de déplacements géographiques d'animaux marins et plus encore d'animaux terrestres, apportent à la reconstitution des géographies anciennes des arguments décisifs et des preuves irréfutables. C'est ainsi que la présence en Angleterre du *Mastodon arvernensis*, de l'*Elephas meridionalis*, de l'*Elephas antiquus* et du Mammouth, pour ne parler que des Proboscidiens, implique l'existence d'un isthme de jonction entre l'Angleterre et la France pendant toute une phase géologique s'étendant depuis le Pliocène jusque vers la fin des temps Quaternaires. Nous avons pu de même établir la séparation très récente de la Corse et du continent de la Provence par la découverte dans cette île d'un Cerf (*Cervus Cazioti*) appartenant à un groupe éteint, propre à l'extrême fin de l'époque Pliocène.

L'étude des phénomènes de migration présente des conditions plus complexes pour les animaux

marins que pour les faunes continentales. En effet, lorsqu'il s'agit de mers largement ouvertes, la migration des êtres n'est arrêtée par aucun obstacle matériel et la répartition géographique des faunes se fait principalement d'après les conditions de *température* et de *profondeur* des eaux marines. Aussi la distribution de certains genres est-elle souvent très étendue dans nos mers actuelles ; elle semble avoir été plus large encore dans les mers Secondaires et encore plus dans les mers Primaires. Le fait est surtout vrai pour les animaux qui habitent au large des océans, soit à la surface, soit dans les profondeurs de leurs eaux. Un grand nombre d'Ammonites possèdent une distribution géographique presque universelle, certaines espèces se retrouvant avec des caractères identiques ou presque identiques depuis l'Europe centrale jusqu'à l'Amérique du Sud, au Natal ou au Japon. Malgré ces conditions défavorables, on a pu observer, même pour les Céphalopodes, quelques faits de migration intéressants : le genre *Virgatites* si caractéristique des dépôts du Jurassique supérieur de la Russie (province arctique) s'est avancé pendant une courte période à travers l'Allemagne jusqu'au Boulonnais et à la falaise de Speeton sur la côte anglaise de la mer du Nord. Il paraît difficile pour expliquer cette migration, d'échapper à l'hypothèse d'un courant d'eau froide parti de la région de la mer Blanche pour se propager le long d'un continent septentrional formé par la Laponie, la Finlande et le massif scandinave. Mais une explication aussi simple ne paraît pas suffire pour rendre compte d'autres migrations en masse de certains groupes d'Ammo-

néens, que nous voyons envahir les mers européennes à diverses reprises des temps Primaires et Secondaires. Ces invasions intermittentes, qui amènent dans les régions de l'Europe centrale des genres de Céphalopodes jusque-là inconnus et n'ayant aucune racine dans les formations antérieures, paraissent surtout en rapport avec les époques de *grandes transgressions marines*, pendant lesquelles la mer déborde ses anciens rivages, s'avance au loin sur les masses continentales, apportant avec elle les colons venus des fosses océaniques profondes, ou tout au moins des provinces marines plus éloignées. Nous citerons, par exemple la brusque introduction du groupe des Clyménies avec la transgression du Dévonien supérieur ; celle des *Psiloceras* avec la transgression infra-liasique, l'invasion des *Amaltheus* et des *Cœloceras* avec l'approfondissement des mers médioliasiques, l'arrivée des Oppéliidés et des Haplocératidés avec la transgression bajocienne, celle des *Cardioceras*, avec la grande transgression callovo-oxfordienne, le brusque épanouissement des rameaux d'*Hoplites* et d'*Holcostephanus* avec la transgression du Tithonique supérieur, l'apparition des *Desmoceras* et des *Mortoniceras* avec le Valanginien, des *Holcodiscus* avec l'Hauterivien, des *Silesites*, des *Costidiscus* dans le Barrémien, des *Douvilleiceras* dans l'Aptien, des *Scaphites*, des *Stoliczkaia* dans le Cénomanien, enfin celle des Pseudocératitidés avec le Turonien. Les phénomènes de transgression, alternant avec des époques de recul de rivages ou régressions, paraissent donc avoir été l'une des causes les plus importantes du renouvellement répété ou de la

refonte intermittente des faunes d'animaux de haute mer.

Les mêmes causes de migration ont agi naturellement, et même avec une intensité plus grande, sur les faunes littorales, les animaux côtiers étant plus sensibles encore que les types de haute mer aux divers changements qui affectent le milieu marin. Les migrations déterminées par une modification de la température des eaux marines paraissent surtout dépendre de la direction des courants, les uns chauds et superficiels, les autres froids et profonds. P. Fischer, puis Locard, ont montré que les Mollusques littoraux actuels des régions arctiques de l'Atlantique nord se sont propagés vers le Sud jusque dans la région équatoriale en suivant le double courant froid profond qui longe les côtes de l'Europe et celles de l'Amérique du Nord. Ces eaux froides devenant de plus en plus profondes à mesure qu'on avance vers le Sud, il en est résulté une curieuse adaptation des types à habitat littoral dans leur région d'origine à une vie de plus en plus bathyale lorsqu'on se rapproche de l'Équateur. C'est peut-être à la simple introduction d'un courant froid profond, plutôt qu'à un refroidissement général de nos mers que l'on doit attribuer aussi l'introduction dans la fosse méditerranéenne, vers la fin des temps Pliocènes, de quelques espèces de coquilles des mers arctiques : *Trichotropis borealis, Astarte borealis, Trophon antiquum*, qui caractérisent les dépôts *siciliens* des environs de Palerme et de quelques autres points de la Méditerranée.

Les changements dans la profondeur des eaux, produits par des oscillations positives ou négatives,

même légères, des lignes de rivage, déterminent, de leur côté, l'émigration de faunes entières, d'autant mieux qu'aux changements d'ordre bathymétrique s'ajoutent des modifications parallèles dans la nature des sédiments : c'est le phénomène que Van den Broeck a désigné par l'expression pittoresque de *migration du milieu*. Qu'une région de plages sableuses vienne à s'approfondir par une transgression du rivage, on verra des dépôts vaseux se superposer aux fonds sableux de la période précédente et ce changement suffira à déterminer à la fois la retraite ou même l'extinction locale des anciens habitants, et l'introduction d'autres espèces ou d'autres genres qui affectionnent les fonds vaseux. Si le rivage avait subi, au contraire, une régression facilitant en ce même point l'établissement d'un régime de lagunes ou d'estuaires, nous verrions des dépôts saumâtres, avec une faune spéciale de Cyrènes, de Potamides, de Mélanies, se superposer aux sables franchement marins de la période antérieure. Ce sont là des faits constants dans l'histoire de toutes les mers de la Terre ; on peut même dire que l'histoire géologique de chaque contrée du globe n'est qu'une longue alternance de ces oscillations du fond de la mer, qui se traduisent, à l'observation actuelle, par des superpositions répétées de couches dites *hétéropiques*, c'est-à-dire de nature et de *facies* différents, à la fois lithologiques et fauniques. Précisons ces faits par quelques exemples.

L'histoire de la période Pliocène dans le bassin du Rhône, en Italie, en Espagne, et plus généralement dans tout le bassin de la Méditerranée, comprend la série d'épisodes suivants : au début, une

période de grands effondrements sous-marins, accompagnée de phénomènes de creusement profond de toutes les vallées continentales. La mer pénètre ensuite en transgression progressive dans ces vallées étroites et profondes : nous observons tout d'abord, à la base des dépôts pliocènes, des couches à faune saumâtre (couches à Congéries) indiquant une première phase lagunaire ; puis la transgression s'accuse rapidement et sous une profondeur d'eau de plusieurs centaines de mètres se forment des vases bleues caractérisées par certaines espèces de Pectinidés lisses, de Dentales, de Pleurotomes, etc. ; c'est l'étage *Plaisancien*. Puis la mer tend à se retirer peu à peu vers ses limites actuelles : aux vases bleues se superposent des dépôts sableux fins à faune beaucoup plus littorale, caractérisés par l'abondance des grands Bivalves, des Natices, des Cônes, des Balanes, etc. ; ce sont les dépôts de l'étage Astien. Vers la fin de cet étage, la régression s'accuse par l'abondance des bancs d'Huîtres auxquels commencent à s'associer des coquilles d'estuaire, telles que les Potamides ; puis la dessalure des eaux s'accentue et nous retrouvons une deuxième phase lagunaire avec une faune de Congéries et de Mélanopsis très analogue à celle de la phase de début du Pliocène. Enfin toute trace de salure disparaît et on voit se superposer aux couches astiennes des marnes à Mollusques d'eau douce et enfin des sables et des cailloutis fluviatiles contenant, pour tous fossiles, des ossements et des dents de Mastodontes et d'autres animaux terrestres.

L'ensemble de ces phénomènes, depuis l'entrée de la mer dans les vallées prépliocènes jusqu'au

comblement de ces vallées par les cailloutis fluviatiles, constitue ce que l'on peut nommer un *cycle de sédimentation*. Nous retrouverions un cycle très analogue si nous faisions l'histoire de la période Miocène dans le même bassin méditerranéen. L'histoire Éocène du bassin de Paris se compose également d'une série répétée de cycles semblables, mais moins complète, avec alternance de périodes transgressives à faunes franchement marines et de phases régressives à faunes saumâtres, avec formation de lagunes où s'accumulait le gypse, produit d'évaporation des eaux de la mer.

Il devient aisé maintenant de comprendre, étant donnée la généralité de ces oscillations des rivages avec formation de dépôts hétéropiques superposés, pourquoi les paléontologistes peuvent si rarement suivre sur place l'évolution régulière des faunes marines littorales à travers les étages successifs d'un même pays. Pour les terrains tertiaires supérieurs de la Belgique, Van den Broeck a montré que la faune malacologique des sables noirs Miocènes supérieurs d'Anvers n'a point de racines dans l'argile Oligocène sous-jacente, d'autant plus qu'il y a lacune de l'Oligocène supérieur en ce point. Ces ancêtres et ces affinités de la faune du Crag noir, il faut aller les chercher plus à l'Est, dans les dépôts Miocènes anciens de l'Allemagne du Nord, d'où la mer est arrivée par transgression dans la seconde moitié des temps Miocènes, vers les plaines belges jusque-là émergées. Cette faune Miocène belge, continuant à progresser toujours de l'Est à l'Ouest, en se modifiant un peu, fait s'épanouir, dans le Suffolk anglais, une faune Pliocène d'un caractère moins méri-

dional et qui forme sa descendance naturelle. Enfin, des courants froids venus du Nord de l'Atlantique ont amené le refroidissement graduel du bassin anglo-belge et introduit finalement dans ces régions des formes boréales, indice d'une nouvelle transgression des dépôts de l'Ouest à l'Est, en sens inverse du mouvement précédent. L'influence des courants se combine ici avec les déplacements des rivages pour entraîner la migration des faunes et leurs modifications essentielles à travers les temps néogènes.

Fontannes a pu faire des observations analogues sur les faunes Néogènes du bassin du Rhône. Deux transgressions marines caractérisent l'histoire géologique tertiaire de cette région : l'une correspond au Miocène inférieur et moyen (étages Burdigalien et Helvétien), l'autre au Pliocène ancien (étages Plaisancien et Astien); entre ces deux phases marines se place une phase d'importante régression de la mer pendant le Miocène supérieur ou étage Pontiqué. Il résulte de ce fait qu'il n'existe aucun rapport de descendance direct entre les formes miocènes et les formes pliocènes d'un même genre de Mollusques de cette vallée : le *Pecten restitutensis* du Miocène inférieur, par exemple, quoique très affine au *Pecten latissimus* du Pliocène, conserve toujours ses caractères distinctifs et on n'observe aucune forme de passage entre les deux espèces. Mais si l'on se transporte dans le bassin du Danube, on constate dans le Miocène moyen des environs de Vienne, la coexistence des deux formes : la première, dans les fonds calcaires, la seconde dans les fonds sableux. C'es vraisemblablement dans ce bassin oriental, et sou

l'influence des conditions variées du milieu, qu'a dû se faire la différenciation des deux espèces, dont l'une, le *P. restitutensis*, s'est éteinte sans laisser de descendants, tandis que l'autre, le *P. latissimus*, se répandait par migration dans toute la Méditerranée pliocène.

Cette manière de comprendre la succession dans le temps des formes affines pourrait s'appuyer sur beaucoup d'autres exemples. Nous citerons encore avec Fontannes les faunes de Mollusques terrestres, Limnées, Planorbes, Hydrobies, Valvées, si répandues dans les couches d'eau douce, qui marquent les deux phases régressives de la fin du Miocène et de la fin du Pliocène dans le golfe rhodanien. Les espèces de ces deux faunes ne sont séparées que par des nuances parfois presque imperceptibles, mais constantes pour un œil exercé. Faut-il nécessairement conclure de cette affinité que ce sont des mutations graduelles d'un même type? Fontannes ne le croit pas en l'absence de formes de passage, et il trouve rationnel d'admettre que la série régulière de ces mutations a dû se faire plus au nord, dans une région où la mer Pliocène n'a pas pénétré et où les deux phases continentales miocène et pliocène se soudent en une seule même grande époque. Nous avons pu montrer avec Delafond que ces conditions se trouvent parfaitement réalisées dans la cuvette de la Bresse, qui semble avoir dû jouer le rôle de *centre de repeuplement* pour les cours d'eau et les lacs pliocènes de la partie méridionale du bassin du Rhône.

Sans avoir besoin d'insister plus longuement sur ces faits, nous voyons quel rôle de premier ordre

ont joué les phénomènes de migration dans les changements de faunes, parfois si complets et en apparence si inexplicables, que l'on observe entre les divers étages superposés des formations marines. Parmi les conditions principales qui ont influencé ou déterminé ces migrations, nous avons pu noter la direction des courants marins, les oscillations perpétuelles des rivages et enfin surtout les grandes transgressions marines qui entraînent avec elles les habitants des mers lointaines, arrachés pour ainsi dire à leur patrie d'origine, pour se transplanter comme des colons, sur des points du globe où leurs ancêtres n'avaient point vécu.

CHAPITRE XXVII

Les migrations des Vertébrés terrestres.

Importance de ces migrations. — Migrations des temps primaires. — Esquisse paléogéographique des articulés primaires et secondaires. — Migrations des temps secondaires. — Évolution des continents. — Les migrations des Mammifères tertiaires.

Plus encore que les animaux marins, les animaux terrestres et plus spécialement les Vertébrés : Amphibiens, Reptiles et Mammifères, apportent à l'étude des migrations géologiques des documents intéressants et précis, grâce à leurs moyens de locomotion limités et liés d'une manière étroite à la continuité du socle continental sur lequel ils vivent. On peut même affirmer que les migrations des Vertébrés terrestres, lorsqu'elles sont solidement établies, constituent le point d'appui le plus sûr et la démonstration la plus rigoureuse des esquisses paléogéographiques, fondées en général sur la répartition des dépôts marins.

En raison de l'importance de ces faits, nous croyons devoir entrer dans quelques détails sur le sujet, d'ailleurs encore assez peu exploré par les

paléontologistes, et nous étudierons successivement les migrations des temps Primaires, Secondaires et Tertiaires.

I. Migrations des temps Primaires. — Dès la fin des temps Primaires, la répartition géographique de quelques genres d'Amphibiens Stégocéphales, habitant les lagunes marécageuses du Houiller et du Permien, nous indique clairement des communications faciles établies d'une part entre l'Europe et l'Amérique du Nord, d'autre part entre l'Afrique du Sud, les Indes et l'Australie.

Dans le groupe de petites formes salamandroïdes que l'on a désigné sous le nom de *Microsauriens*, les genres *Lepterpeton* et *Keraterpeton* se rencontrent à la fois dans les couches houillères de l'Ohio et de l'Irlande, et dans les charbons à gaz du Permien inférieur de Nyram en Bohême. Le genre *Hylonomus* du Houiller de la Nouvelle-Écosse passe sous une forme à peine différente dans le Permien inférieur de Bohême. Un type lacertiforme de plus grande taille, le *Dendrerpeton*, a été rencontré, comme l'indique son nom, dans les troncs d'arbre creux des forêts houillères de la Nouvelle-Écosse et dans les charbons à gaz de Bohême. Un certain nombre d'autres genres européens possèdent, dans l'Amérique septentrionale, des formes représentatives tellement voisines qu'on ne saurait douter de la facilité des relations géographiques existant à cette époque entre les deux mondes.

De même dans l'hémisphère Sud, on a exhumé des grès de Karroo dans l'Afrique australe, des couches de Gondwana dans l'Insulinde, et enfin des

couches triasiques d'Australie, plusieurs genres d'Amphibiens, le *Micropholis*, le *Bothriceps*, le *Brachyops*, en partie communs à ces trois régions, entre lesquelles des connexions géographiques établissaient sans doute, vers la fin du Primaire et le début du Trias, des communications faciles pour les animaux terrestres et d'eau douce.

Grâce à ces phénomènes anciens de migration, dont il nous est difficile d'ailleurs, à l'heure actuelle, de pouvoir préciser le sens, nous voyons se dessiner très nettement, vers la limite des temps Primaires et Secondaires, l'existence de deux masses continentales allongées de l'Est à l'Ouest, c'est-à-dire en sens inverse des grands continents actuels : 1° une *masse boréale*, comprenant le nord de l'Amérique, le Groënland, la région de l'Atlantique nord, les Iles-Britanniques, la Scandinavie, la Russie jusqu'à l'Oural; puis au delà d'un bras de mer ouralien, une terre asiatique, le *continent de l'Angara* d'Ed. Suess; 2° une *masse australe*, allant de l'Australie à l'Inde péninsulaire et à l'Afrique du Sud, et se prolongeant sans doute à travers l'Atlantique jusqu'à l'Amérique méridionale : c'est le *grand continent de Gondwana.*

Entre ces deux grandes masses existait un vaste bras de mer allant de l'Amérique centrale à l'Indo-Chine à travers l'Atlantique et la Méditerranée, suivant une direction presque équatoriale : c'est la *grande Méditerranée centrale* de Neumayr, la *Théthys* d'Ed. Suess, la *Mésogée* des paléogéographes modernes.

Cette Mésogée n'a cependant pas été toujours un obstacle infranchissable aux migrations des animaux terrestres. A certaines époques, qui répondent aux

phases les plus énergiques des plissements de l'écorce terrestre, des ponts ont été, pour ainsi dire, jetés momentanément entre les deux masses australe et boréale. C'est ainsi que vers la fin des temps Primaires, surtout à l'époque Permienne, des connexions établies entre l'Afrique et l'Europe occidentale, peut-être par la région de l'Espagne et des Pyrénées, ont ouvert le passage d'un continent à l'autre à certains Reptiles terrestres des plus remarquables. Parmi ces types, appartenant au grand ordre des *Théromorphes*, nous citerons les *Dicynodon*, grands Reptiles lacertiformes, au crâne arrondi, pourvu d'une unique paire de longues canines déclives, et rappelant un peu le profil crânien d'un Morse. Ces étranges *Dicynodon* abondent dans les dépôts gréseux du Permien supérieur et du Trias de l'Afrique australe (grès de Karroo), qui est vraisemblablement leur patrie d'origine; c'est de là qu'ils paraissent avoir émigré d'une part dans l'Hindoustan, de l'autre en Écosse, où on les a découverts, non sans surprise, dans les grès triasiques d'Elgin.

Plus récemment un savant russe, Amalitzky, les a retrouvés dans le Permien supérieur des rives de la Dwina, tributaire de la mer Blanche, c'est-à-dire près de l'extrémité orientale du grand continent de l'hémisphère Nord.

Un deuxième groupe de Théromorphes, non moins remarquable, les *Pareiasauridés*, a accompagné les *Dicynodon* dans leur migration. Les *Pareiasaurus* sont des Reptiles à tête courte et plate, aux mâchoires garnies d'une rangée continue de nombreuses dents coupantes, avec une queue courte et une peau couverte de grandes écailles épaisses. Leur

centre d'origine paraît être également l'Afrique australe, où ils abondent dans la formation permienne et triasique de Karroo. Comme les *Dicynodon*, Amalitzky les a retrouvés dans le Permien supérieur de la Dwina, et leur abondance est telle en ce point que le paléontologiste russe a pu reconstituer les squelettes entiers d'une douzaine d'individus. Leur présence inattendue sur le continent boréal ne peut s'expliquer que par une migration africaine, due à une communication provisoire à travers la Mésogée, à l'époque de la grande régression marine consécutive des plissements hercyniens.

II. Migrations des temps Secondaires. — Des conditions géographiques très comparables à celles que nous venons de décrire, ont persisté avec quelques modifications pendant la plus grande partie de l'ère secondaire. L'obstacle créé par la présence du grand bras de mer mésogéen a pu être franchi encore à certains moments. On ne pourrait guère concevoir autrement la présence dans les deux continents austral et boréal de certains types d'Amphibiens et de Reptiles terrestres. C'est ainsi qu'on a trouvé dans les couches de Tiki et de Maleri des Indes Orientales quelques restes des grands *Labyrinthodontes* (*Capitosaurus* et *Mastodonsaurus*), qui caractérisent par leur fréquence les couches triasiques de l'Europe centrale. Le genre *Hyperodapedon* de l'ordre des Reptiles *Rynchocéphaliens* se trouve à la fois dans le Trias d'Elgin en Ecosse et dans les couches de Maleri de l'Hindoustan. Mais des données plus importantes encore nous sont fournies par les Reptiles terrestres géants de l'ordre des *Di-*

nosauriens. Dans ce groupe, aux formes très variées, on doit citer le *Mégalosaure*, redoutable carnivore à la canine crénelée en forme de cimeterre, qui a vécu en Europe pendant toute la période Jurassique et Crétacée; il a dû émigrer vers le Sud à l'époque du Crétacé moyen, car on le retrouve avec des modifications insignifiantes dans la Craie de Madagascar, de l'Inde et de Patagonie.

Il en est de même d'un autre Dinosaurien herbivore et plantigrade, le *Titanosaure*, qui vivait dans les Iles Britanniques à l'époque du Crétacé inférieur, et qui a survécu en Languedoc et en Provence jusqu'aux couches de Rognac, c'est-à-dire jusqu'à l'extrême fin des temps Crétacés. Le Titanosaure a été retrouvé dans la Craie supérieure de l'Inde, de Madagascar et de Patagonie, et ces découvertes paraissent indiquer clairement que ce gigantesque Dinosaurien a suivi le Mégalosaure dans sa migration vers les terres australes.

Ces différents faits sont donc l'indice assuré de deux migrations ayant eu lieu du Nord vers le Sud, l'une au début du Trias, l'autre vers le milieu du Crétacé.

Si nous continuons à suivre l'évolution des continents pendant l'ère secondaire, nous aurons surtout à mettre en lumière le morcellement graduel des deux grandes masses continentales du Nord et du Sud. Nous avons déjà dit que le continent boréal constituait deux masses distinctes à la fin de l'ère primaire : un massif asiatique, le continent d'Angara, et un massif européo-américain séparé du premier par un bras de mer dans la région subouralienne. L'absence encore complète de documents paléonto-

logiques sur la terre d'Angara s'oppose à l'étude des migrations possibles entre ces deux massifs septentrionaux.

Mais en ce qui concerne le massif occidental, nous savons que des effondrements survenus dans l'Atlantique nord ont déterminé de bonne heure une séparation au moins provisoire entre les terres émergées du nord de l'Europe et celles de l'Amérique septentrionale, comprenant le Canada et une bonne partie des États-Unis. Cette séparation n'existait pas encore à l'époque Permienne, comme en témoignent plusieurs types d'Amphibiens et même de Reptiles terrestres, tel que le *Naosaurus* commun aux deux régions.

Les communications paraissent avoir pu continuer encore, quoique plus difficilement, jusqu'à la fin du Trias, comme l'indique la présence dans le Connecticut des Crocodiles du genre *Beloder* et des Dinosauriens *Palæosaurus* et *Thecodontosaurus*. Mais à partir du Lias, un grand nombre de familles et même d'ordres de Reptiles terrestres sont spéciaux soit à l'Europe, soit à l'Amérique. Dans les Crocodiliens longirostres, les *Téléosauridés* et les *Métriorynchidés* sont des familles exclusivement européennes. Parmi les Dinosauriens à habitat exclusivement terrestre, les *Scélidosauridés*, grands herbivores aux dents spatuliformes, ont vécu sur le continent d'Europe du Lias au Crétacé inférieur. Il en est de même des gigantesques *Iguanodontes*, à la démarche tripode, rappelant les Kangourous actuels. Par contre, les grands carnassiers cornus ou *Cératosauridés* sont limités au Jurassique supérieur des États-Unis.

Plus fréquemment encore on peut noter entre les deux régions la présence de genres *représentatifs*, mais non identiques, montrant que les groupes similaires y poursuivaient parallèlement leur évolution d'une manière indépendante. Ainsi, dans les Crocodiliens primitifs du Trias, le *Belodon* du Wurtemberg est représenté par l'*Episcoposaurus* du Nouveau-Mexique. Le curieux *Aetosaurus* de Stuttgart, au museau effilé et au dos orné de rangées de plaques obliques, est représenté par le *Typothorax* des États-Unis. Dans le groupe des Dinosauriens carnassiers, les *Zanclodontidés* du Trias d'Europe offrent un développement parallèle à celui des *Anchisauridés* américains. Le genre *Cœlurus*, type de la famille des légers et agiles *Cœluridés*, est représenté en Europe par l'*Aristosuchus* de l'île de Wight. Parmi les lourds Sauropodes, le gigantesque *Atlantosaurus*, du Jurassique supérieur du Colorado, est assez voisin du *Cetiosaurus* d'Oxford, et le *Morosaurus* américain est représenté par l'*Ornithopsis* du Wealdien anglais. Enfin les grands Dinosauriens cornus du groupe des *Cératopsidés*, imitant si singulièrement le port des Rhinocéros et si brillamment représenté dans le Crétacé supérieur des Montagnes Rocheuses par les *Ceratops* et les *Triceratops*, compte en Europe des formes assez voisines dans le *Struthiosaurus* et le *Danubiosaurus* de l'horizon de Gosau, au Neue Welt près de Vienne.

Malgré cette individualisation géographique, déjà marquée dans le Trias et plus encore dans le Jurassique et le Crétacé, un certain nombre de faits paléontologiques plaident en faveur de migrations partielles entre les deux pays. Une première démons-

tration est fournie par la présence de quelques genres communs : le redoutable *Megalosaurus*, qui a vécu en Europe du Bathonien au Crétacé, se retrouve dans le Jurassique supérieur du Colorado, et le même type se poursuit à peine modifié (*Lælaps*) dans la Craie supérieure du New-Jersey et du Montana; la migration de ce genre d'Europe en Amérique ne semble pas douteuse. Dans la famille des Cœluridés, aux pattes longues et grêles, le genre *Tanystrophæus* se retrouve identique dans le Muschelkalk de Bayreuth et dans le Trias du Nouveau-Mexique. Enfin parmi les lourds *Stégosauridés*, à la puissante armure dermique, le genre *Stegosaurus* est identique, selon Marsh, à l'*Omosaurus* du Kimmeridgien d'Angleterre.

Un deuxième ordre de preuves, un peu moins directes, résulte du passage d'une contrée à l'autre, non plus de genres, mais de familles ou de groupes d'animaux terrestres très spécialisés. Telles sont les voraces Tortues-Alligators ou *Chélydridés* et les Tortues *Pleurodères* passées d'Europe en Amérique avec le Crétacé supérieur, et continuant à vivre aujourd'hui, les premières dans les fleuves de l'Amérique du Nord, les secondes dans les eaux douces de l'hémisphère Austral. L'ordre entier des Dinosauriens Sauropodes débute en Europe dès le Bathonien et pourrait bien avoir passé en Amérique seulement avec le Jurassique supérieur. Enfin il n'est pas douteux que le groupe entier des Reptiles volants ou Ptésosauriens, débutant de bonne heure dès le Rhétien de la Souabe n'ait émigré en Amérique dans le Jurassique supérieur du Colorado.

Il semble bien résulter de l'ensemble des faits pré-

cités que des migrations ont dû s'établir entre l'Europe et l'Amérique, à trois époques différentes des temps Secondaires : une première fois avec le Trias, une deuxième avec le Jurassique supérieur, une dernière avec le milieu des temps Crétacés. On ne peut en tout cas trouver d'autre explication aux échanges de faunes, tels que le passage d'Europe en Amérique des Mégalosauridés, des Sauropodes, des Plésosauriens, des Tortues Pleurodères, et la migration probablement inverse des Cœluridés, des Stégosauriens et des Cératopsidés.

Comme le continent boréal, le grand continent de l'hémisphère Austral ou *continent de Gondwana*, étendu de l'Australie à l'Amérique du Sud, a commencé à se morceler pendant l'Ère Secondaire. De bonne heure, à partir de l'époque Liasique, une zone d'affaissement marine, à direction Nord-Sud, le long de la côte orientale d'Afrique, a séparé cette grande masse en deux fragments distincts : à l'Est le *continent australo-indo-malgache*, comprenant l'Autralie, l'Inde péninsulaire, la région de la mer des Indes actuelle, et Madagascar ; à l'Ouest, par delà le canal de Mozambique un peu élargi, le *continent africano-brésilien* constitué par la plus grande partie de l'Afrique et de l'Amérique du Sud, réunies à travers l'Atlantique méridional.

Cette paléogéographie secondaire, fondée sur la répartition des dépôts marins, se trouve confirmée et éclairée par les migrations des animaux terrestres. A l'époque triasique, le continent de Gondwana existait probablement encore dans son intégrité : des Amphibiens de plusieurs groupes possèdent en effet des formes représentatives assez voisines en

Australie et dans l'Inde d'une part, dans l'Afrique australe de l'autre. Ainsi dans le groupe des Temnospondyliens à vertèbres encore incomplètement ossifiées, le *Bothriceps* du Trias d'Australie rappelle le *Gondwanasaurus* des Indes orientales et le *Micropholis* de l'Afrique australe. Le groupe si spécial des Labyrinthodontes, à l'ivoire des dents profondément plissé, est représenté par le *Mastodonsaurus* et le *Capitosaurus* du Bengale et par le *Rhytidosteus* du Trias d'Orange. Enfin le genre *Massospondylus*, commun au Trias du Cap et des Indes orientales confirme la facile dispersion des Dinosauriens Théropodes sur toute l'étendue du continent de Gondwana.

Ces communications cessent, à partir du Lias, pendant la durée presque entière du Jurassique et du Crétacé, sauf peut-être durant une courte période (Turonien ou Sénonien inférieur), pendant laquelle les Dinosauriens Sauropodes du genre *Titanosaurus* peuvent émigrer de l'Inde jusqu'en Patagonie en passant par la grande île de Madagascar. A cette exception près, les deux parties du continent de Gondwana évoluent d'une manière indépendante, et tendent même à se subdiviser. L'Australie semble s'être séparée d'assez bonne heure du continent hindou ; mais la connexion entre l'Inde et Madagascar à travers la mer des Indes est nettement indiquée, jusqu'à l'époque Sénonienne, par l'étroite affinité des genres de Dinosauriens, *Dryptosaurus* et *Titanosaurus* communs aux deux régions. Seule la grande transgression marine de la Craie blanche supérieure paraît avoir amené l'isolement momentané de Seychelles et de la péninsule hindoue.

Nous manquons de données paléontologiques précises pour dater la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud, mais il se pourrait fort bien, à en juger par la distribution des dépôts marins, que la connexion de ces deux contrées ait persisté aussi jusqu'à l'époque de la grande transgression sénonienne.

III. Les migrations des temps tertiaires. — Mieux encore qu'aux temps secondaires, l'étude des migrations devient intéressante et précise à l'époque tertiaire, grâce au développement remarquable de la classe des Mammifères.

La première apparition des Mammifères, dans l'état actuel des connaissances, remonte, il est vrai, à un moment assez reculé de l'Ère Secondaire. Dès le Trias supérieur et le début du Rhétien, se montrent brusquement deux types distincts de cette classe : d'un part, les *Marsupiaux* insectivores apparentés aux Didelphydés actuels des deux Amériques débutent dans le Trias supérieur de la Caroline du Nord ; de l'autre, les *Allothériens* ou *Multituberculés*, à cause des multiples séries de tubercules qui hérissent la couronne de leurs molaires, font leur apparition par de petites formes de la famille des *Plagiaulacidés* dans le Rhétien de Stuttgart et du Midi de l'Angleterre ; cette famille se perpétue peut-être jusque dans le monde actuel par les Kangourous-Rats de l'Australie. A s'en tenir exclusivement aux faits connus, on devrait supposer que le centre premier de dispersion des Marsupiaux a été l'Amérique du Nord et que celui des Multituberculés était le continent européen, relié d'ailleurs au pre-

mier par des connexions intermittentes à travers l'Atlantique septentrional ou les terres arctiques. Mais cette hypothèse rationnelle se heurte jusqu'ici à l'absence complète de tout ancêtre possible des Mammifères dans les couches antétriasiques du grand continent boréal.

Les spéculations des paléontologistes modernes se tournent plutôt aujourd'hui du côté de l'Afrique australe, où se développe à la fin du Permien et dans le Trias tout un groupe de reptiles terrestres, les *Théromorphes*, dont quelques-uns présentent dans certains détails de leur organisation, de curieuses affinités avec les Mammifères inférieurs. C'est ainsi que le *Tritylodon*, avec ses molaires supérieures garnies de trois rangées de tubercules arrondis, rappelle à tel point les caractères dentaires des Multituberculés qu'on l'a pendant longtemps considéré comme un véritable Mammifère, malgré les caractères décidément reptiliens de son crâne. De même, les os des membres du *Theriodesmus*, qui sont peut-être ceux du *Tritylodon*, rappellent, selon Seeley, la structure de ceux des Lémuriens et des Carnivores. D'autres Théromorphes du Karroo présentent aussi des affinités mammaliennes assez curieuses : les *Dicynodon* dans la structure du bassin, les *Cynodraco* dans la forme de l'humérus pourvu d'un pont artériel interne comme celui des Félidés. Mais malgré ces intéressantes affinités, qui ne sont peut-être que des adaptations à des fonctions identiques, on ne saurait dire que l'un quelconque des Théromorphes connus ait pu donner naissance directement aux premiers Mammifères et force est de se réfugier dans l'hypothèse

vague d'ancêtres communs, encore inconnus, desquels seraient issus les deux groupes.

Si nous adoptons cette hypothèse toute provisoire, nous serons amenés à admettre en même temps une migration sud africaine qui, à la fin du Trias, aurait amené en Europe les Mammifères Multituberculés à travers le bras de mer mésogéen. Pour les Marsupiaux, les hypothèses sont encore beaucoup plus nuageuses : les plus anciens représentants du groupe, le *Dromatherium* et le *Microconodon* apparaissent brusquement dans le Trias de la Caroline du Nord, sans aucun ancêtre connu. Des États-Unis, considérés de ce fait comme le centre probable de dispersion du groupe, les Marsupiaux sarcophages auraient émigré d'une part vers l'Europe où nous les retrouvons dans le Jurassique inférieur de Stonesfield et dans les couches terminales du Jurassique de l'île Purbeck, et plus haut encore, sous la forme des Didelphydés dans l'éocène supérieur et l'Oligocène de France et d'Allemagne ; d'autre part vers l'Amérique du Sud, patrie actuelle des Sarigues, où Ameghino nous a fait connaître le *Proteodidelphys* du Crétacé inférieur de Patagonie. C'est sans doute du continent sud américain que les Marsupiaux ont pu, à une époque récente (tertiaire supérieur ou quaternaire) émigrer en Australie et en Tasmanie, centre géographique actuel de ces Mammifères non placentaires. Il paraît vraisemblable, conformément aux hypothèses d'Osborn, de Mathew, d'Ameghino, que cette migration américaine vers l'Australie n'a pu avoir lieu que par l'intermédiaire d'un continent de jonction, l'*Antarctide*, aujourd'hui en grande partie effondré sous les mers australes.

Nous arrivons maintenant aux Mammifères supérieurs ou Placentaires, dont l'origine et le centre de dispersion sont encore à l'heure actuelle, une énigme entièrement insoluble. Toutes les hypothèses possibles ont été envisagées par les paléontologistes : l'Asie centrale, l'Afrique, les régions arctiques (Mathew), la Patagonie (Ameghino), même le continent effondré du Pacifique! (Haug) ont été successivement indiqués comme le point de départ de leurs migrations. Il est curieux de remarquer que toutes ces hypothèses, sauf celle d'Ameghino, s'adressent à des régions dans lesquelles les documents paléontologiques font complètement défaut, et c'est pour cette raison sans doute qu'elles ont été choisies de préférence par les auteurs de ces hypothèses.

Laissant de côté ces vaines spéculations sans preuves, nous aborderons le problème à la lumière des seuls faits connus. Un premier grand fait à mettre en évidence, c'est que nous ne possédons encore aucune forme de passage, aucun intermédiaire entre les Mammifères inférieurs dépourvus de placenta et les Mammifères supérieurs à développement intra-utérin complet. L'origine commune possible des deux grands groupes est donc entièrement hypothétique. Nous devrons nous borner, suivant la méthode que nous avions déjà appliquée aux Marsupiaux, à rechercher sur quel point du globe et à quelle date géologique nous voyons apparaître pour la première fois les plus anciens types de Placentaires.

Ces types se montrent presque simultanément dans trois régions distinctes : les États-Unis, la France, la Patagonie. Dans l'Amérique du Nord, les couches

de l'horizon de Puerco et celles un peu plus élevées de Torrejon dans le Nouveau-Mexique, ont fourni une riche faune de Mammifères placentaires, différenciés déjà en ordres parfaitement distincts : des Ongulés (*Condylarthrés, Amblypodes, Tillodontes*), des Carnassiers primitifs (*Créodontes*) et des Primates (*Pachylémuriens*). Les mêmes éléments fauniques, à l'exception des Amblypodes et des Tillodontes, se retrouvent dans l'unique gisement européen de l'Éocène le plus inférieur (étage Thanétien), c'est-à-dire dans les couches de Châlons-sur-Vesle et de Cernay, près de Reims. Enfin Ameghino nous a fait connaître en Patagonie la faune très riche de l'*horizon à Notostylops*, dont quelques genres de Condylarthrés et de Primates tout au moins, montrent de telles affinités avec les types les plus anciens de l'hémisphère boréal qu'on est amené à leur attribuer un âge sans doute peu différent de celui des gisements du Nouveau-Mexique et des environs de Reims.

Il est inadmissible que des Mammifères aussi voisins les uns des autres aient apparu d'une manière indépendante dans trois centres distincts, et nous ne pouvons expliquer ces affinités paléontologiques que par des migrations. Mais de ces trois régions, États-Unis, Europe, Patagonie, quelle est celle que nous devrons considérer comme le centre réel de dispersion des Placentaires? Autrement dit, quelle est la contrée qui renferme le gisement le plus ancien de ces animaux? Jusqu'à ces dernières années, le doute ne semblait guère possible. Osborn a montré que le gîte de Cernay-les-Reims était l'équivalent exact du niveau américain de Torrejon, et qu'il n'existait en Europe aucune faune tertiaire

aussi ancienne que celle de l'horizon de Puerco. L'Amérique du Nord, semblait donc devoir être regardée comme le vrai berceau des Placentaires, qui auraient bientôt émigré en Europe à travers les terres émergées de l'Atlantique septentrional.

Mais tout récemment, Florentino Ameghino a essayé de remettre en question tout le problème en soutenant que les couches à *Notostylops* de Patagonie étaient d'âge Crétacé supérieur, et que par conséquent c'était de l'Amérique du Sud qu'étaient parties les migrations des Placentaires. Selon le savant argentin, ces animaux auraient gagné d'abord le continent africain alors soudé à l'Amérique (l'*Archellenis* de Ihering), ensuite l'Europe à travers la Mésogée et enfin l'Amérique du Nord. Le cercle de migration aurait été ainsi presque complet. Cette séduisante hypothèse repose malheureusement sur la considération de l'âge crétacé de la faune patagonienne, âge qui est contesté par beaucoup de géologues et relevé par eux au moins jusqu'à la base des formations Éocènes.

Quelle que soit la solution que l'avenir réserve à cet important problème, nous devons admettre au moins le fait de migrations considérables qui, au début de l'Eocène inférieur, ont dispersé à travers le globe, des Etats-Unis à l'Europe et jusqu'à la pointe de l'Amérique du Sud, les représentants de plusieurs ordres déjà parfaitement différenciés de Mammifères placentaires.

Pour suivre, à partir de l'Eocène inférieur, la série complexe des migrations et des échanges de faunes entre les divers continents de la Terre, il est nécessaire de jeter d'abord un coup d'œil d'en-

semble sur les traits généraux de la géographie d(temps Tertiaires. A la suite des grandes transgres sions marines Jurassique et Crétacée supérieur les deux grands continents boréal et austral, s(parés d'une manière presque ininterrompue par l grande Méditerranée centrale, avaient été morcel(en une série de masses distinctes, correspondar aux points les plus résistants et les moins mobil(de l'écorce terrestre. Ces *boucliers*, selon l'expres sion pittoresque d'Ed. Suess, se répartissent de l manière suivante : trois dans l'hémisphère Nord, l *bouclier canadien*, avec une bonne partie des État Unis ; le *bouclier scandinave*, comprenant, en outr la Finlande, la plate-forme russe, le nord des Iles Britanniques, et se prolongeant, à certains m(ments, jusqu'à l'Ardenne et au massif rhénan ; enfi le *bouclier sino-sibérien*, ou continent de l'Angar Dans l'hémisphère Sud, le *continent brésilien*, *continent africain*, *Madagascar* et les îles voisine la *péninsule hindoue*, l'*Australie*, constituent autar de noyaux solides ayant résisté en grande partie l'invasion des mers tertiaires et jouant le mên rôle que les boucliers de l'hémisphère Nord. Il fa ajouter à cette énumération un grand contine polaire, l'Antarctide.

L'histoire des temps tertiaires se résume en u série de connexions suivies de phases de séparati(entre ces noyaux anciens, sous l'influence d phénomènes de plissement ou d'effondrement (l'écorce terrestre et des transgressions et régre sions marines qui en sont la conséquence. Il (donc tout naturel que les animaux terrestres aie profité de ces ponts provisoires jetés entre les cor

nents, pour disséminer au loin, par voie d'échanges réciproques, les genres et les familles jusque-là confinés dans les limites d'un seul massif.

Nous sommes encore loin de pouvoir écrire l'histoire détaillée de tous ces échanges de faunes. Pour quelques-uns des continents, en particulier pour les deux noyaux asiatiques du Nord et du Sud, les documents de cette histoire, ou bien font tout à fait défaut, comme pour le noyau sibérien, ou bien sont limités aux faunes les plus récentes, comme cela a lieu pour la Chine et le massif hindou. *L'histoire du développement des faunes tertiaires sur le continent asiatique constitue, à l'heure actuelle, la lacune la plus fondamentale de nos connaissances.* Il est permis de pressentir qu'un certain nombre de groupes de Mammifères, brusquement apparus sur le continent d'Europe dans la première moitié des temps Tertiaires, tels les *Paléothéridés*, les *Anoplothéridés*, les *Canidés*, les *Mustélidés*, les *Suidés*, les *Tragulidés*, les *Cervulidés*, etc., sont des immigrants asiatiques; mais il nous est, pour le moment, tout à fait impossible de le démontrer.

Il n'en est pas, heureusement, de même des migrations intervenues entre quelques autres massifs continentaux. Parmi les mieux connues de ces migrations, on peut indiquer les échanges de faunes survenues, à diverses reprises, entre l'Europe et l'Amérique du Nord.

Une première migration nord-américaine amène en Europe, à Cernay, dès le début du Paléocène, plusieurs familles de Créodontes (*Proviverridés*, *Arctocyonidés, Mésonychidés*), ainsi que les Condylarthrés, voisins du fameux *Phenacodus*, auquel on

a trop hâtivement attribué le rôle d'ancêtre de tous les autres Ongulés.

Une deuxième migration, plus nette encore, celle de l'époque *Sparnacienne*, fait passer en Angleterre et en France d'autres Créodontes, tels que *Palæonictis* et *Pachyæna*, les Amblypodes du genre *Coryphodon*, et peut-être même des Tillodontes.

Les migrations américaines sont un peu moins nettes aux époques *Londinienne* et *Lutécienne ;* il paraît cependant vraisemblable de rechercher de ce côté l'origine de plusieurs Primates, tels que le *Protoadapis* et la *Necrolemur*, voisins respectivement des *Notharctidés* et des *Anaptomorphidés* américains ; des Rongeurs du groupe des *Pseudosciuridés* et *Sciuridés*, des Ongulés de la famille des *Lophiodontidés*, peut-être aussi du groupe des Paridigités Suilliens. L'introduction brusque en Europe des *Chalicothéridés*, étranges Ongulés adaptés à des mœurs fouisseuses, paraît encore indiquer une migration américaine à l'époque Bartonienne.

Les communications entre l'Europe et l'Amérique, déjà difficiles à la fin de l'Eocène moyen, paraissent cesser entièrement à l'époque *Ludienne*. L'introduction des Didelphydés en Europe, à la fin de l'Eocène supérieur, peut s'expliquer, en effet, tout aussi bien par une migration sud-américaine.

Par contre, le début de l'Oligocène marque la réouverture des connexions entre les deux continents, nettement indiquée par l'arrivée brusque, dans les gîtes du *Sannoisien supérieur*, des premiers Rhinocéros (*Ronzotherium*) et des Achænodontidés

(*Entelodon*). Ces communications se maintiennent à l'époque *Stampienne* et déterminent l'importation d'Amérique en Europe des premiers Tapirs, des Amynodontidés (*Cadurcotherium*) et des Rongeurs *Lagomorphes*.

Les derniers temps de l'Oligocène (*Aquitanien*), répondent à une rupture des relations entre les deux pays. Mais les connexions reprennent dès le début du Miocène par la migration vers l'Europe des *Anchitherium* à l'époque Burdigalienne, des *Titanothéridés* (*Leptodon*), et des *Hipparion* avec le Miocène supérieur. Toutefois, il n'est pas impossible que ces derniers genres nous soient venus d'Amérique par l'intermédiaire de la Chine et du continent asiatique, c'est-à-dire par la région du détroit de Behring; on peut en voir une preuve dans l'abondance des *Hipparion* et autres Équidés tridactyles dans les gisements miocènes du nord de la Chine et du pied de l'Himalaya. Si cette dernière supposition est exacte, il faudrait admettre que la séparation de l'Amérique du Nord et de l'Europe a été définitive depuis le Miocène moyen jusqu'à la fin des temps Tertiaires.

Nous venons de constater l'existence d'au moins sept migrations tertiaires, toutes dirigées dans le même sens, c'est-à-dire des États-Unis vers l'Europe. Mais, par compensation, d'autres familles de Mammifères ont pris à la même époque un chemin inverse, de l'Europe vers l'Amérique. En effet, l'époque de White-River, qui correspond à l'Oligocène européen, nous montre l'arrivée en Amérique des *Anthracothéridés* (*Ancodus*), des *Tragulidés*, des *Castoridés* (*Steneofiber*), des *Cricétidés*, des Canidés (*Galecynus*), des *Mustélidés* (*Palæogale*), des grands Félins du

type *Machairodus* (*Dinictis*). Une deuxième émig tion de formes européennes se manifeste avec Miocène de John Day et de Deep-River, où l'on voit paraître en Amérique les Cervulidés (*Blastomeryx*, voisin du *Dicrocerus*), et les Mastodontes à dents tapiroïdes. Enfin, une dernière invasion se montre à l'époque Pliocène avec les couches du Loup-Fork, où apparaissent les *Mustela*, les Loutres, les *Pseudælurus*. Étant donné le peu de probabilité des connexions directes entre l'Europe et l'Amérique aux temps néogènes, il est plutôt permis de penser que les deux dernières migrations, ont pu parvenir dans l'Amérique du Nord, par l'intermédiaire des terres asiatiques et du détroit de Behring.

Quoi qu'il en soit, la grande régression marine q caractérise la première moitié du Quaternaire amené l'émersion d'un grand continent arctique, q a permis la dispersion sur toute la région du no de l'Asie, de l'Europe et de l'Amérique d'une fau récente, qui comprend l'Élan, le Renne, le Bœ musqué, le Mammouth, la Marmotte, les Camp gnols, les Lemmings, les Musaraignes, les Ours et grands Félins quaternaires.

Nous serons plus brefs en ce qui concerne autres continents de la Terre.

Les fragments du grand continent austral : Am rique du Sud, Afrique, Madagascar, Inde pénins laire, Australie, ont dû également communiqu entre eux à certains moments de l'ère Tertiaire. No avons déjà indiqué plus haut la migration vers l'Au tralie à une époque récente, difficile à préciser, groupe des Marsupiaux sarcophages, venu vraise blablement de l'Amérique du Sud par l'intermédia

du continent antarctique. Les communications entre l'Amérique du Sud et l'Afrique paraissent également établies par la migration des Hyracoidés, des Rongeurs Hystricomorphes, et peut-être des Edentés à vertèbres normales, Oryctéropes et Pangolins. Malgré la rareté de documents paléontologiques anciens sur la terre africaine, tous ces groupes ne peuvent guère être parvenus en Europe, dans la seconde moitié des temps tertiaires, que par l'intermédiaire de l'Afrique, où leurs descendants continuent de vivre à l'époque actuelle. Selon Ameghino, les migrations de Patagonie en Afrique auraient été plus nombreuses et plus importantes encore. C'est par cette voie que ce paléontologiste entrevoit le peuplement de l'hémisphère boréal tout entier par les Primates, les Condylarthés, les Imparidigités, les Amblypodes, les Proboscidiens, les Suilliens, les Tillodontes, les Créodontes, les Rongeurs, etc. Nous ne pouvons que mentionner en passant ces vues audacieuses du savant argentin, qui sont en contradiction avec toutes les idées classiques, et qui tendraient à faire considérer la Patagonie comme le véritable et le seul centre d'origine de tous les Mammifères placentaires et aplacentaires.

La grande île de Madagascar, séparée de l'Afrique depuis le début du Secondaire, et restée au contraire en connexion avec le continent hindou jusque vers la fin du Crétacé, a contracté de nouveau, pendant le Tertiaire, des connexions passagères d'une part avec l'Amérique du Sud (Édenté du genre *Bradytherium*, Insectivores de la famille des Centétidés) ; de l'autre avec l'Inde (Roussettes, dispersion des Lémuriens); enfin, avec l'Afriaue à travers le canal de Mozam-

bique. Cette dernière communication a dû avoir lieu, selon Lemoine, d'abord à l'époque Oligocène (Oryctéropes, Lémuriens, Viverridés), puis à une époque très récente avec l'introduction des genres africains actuels, Hippopotame et Potamochère.

Il nous reste enfin à indiquer les migrations importantes des Mammifères terrestres à travers la Mésogée, soit dans l'Ancien Monde, soit en Amérique.

Les échanges de faunes entre les deux Amériques, séparées presque en permanence par le passage de la Mésogée à travers le golfe du Mexique et l'isthme de Panama, ne sont entièrement certaines qu'à partir de l'époque Pliocène. Cependant il est probable que la grande régression marine de l'extrême début des temps Tertiaires a permis la diffusion dans les deux continents américains de quelques groupes de Mammifères anciens : Marsupiaux sarcophages, Condylarthrés, Créodontes, Imparidigités et Primates. Mais après cet échange de Mammifères primitifs, les communications terrestres s'interrompent d'une manière complète et le développement des faunes de Mammifères se fait d'une manière indépendante dans les deux Amériques. Il faut arriver jusqu'à la fin du Tertiaire pour voir la fermeture de l'isthme de Panama permettre à l'époque Pliocène et au début du Quaternaire, l'émigration vers le Sud des Mastodontes, des Tapirs, des Équidés, des Cervidés, des Chiens, des Moufettes, des Ursidés, des Chats, des *Machairodus* etc., etc. ; tandis qu'un courant de sens inverse entraînait vers les États-Unis des types patagoniens, tels que les grands Édentés Gravigrades : *Megalonyx Morotherium*, *Mylodon*, les Glyptodontes, les Tatou

(*Chlamydotherium*) et les Rongeurs Hystricomorphes (*Hydrochœrus*, *Amblyrhiza*).

La route de l'Afrique vers l'Europe a été ouverte peut-être une première fois au début ou au milieu de l'Oligocène (Oryctéropes et Pangolins des phosphorites du Quercy, puis sûrement au début du Miocène (Burdigalien), soit par l'Espagne, soit par la Sicile, soit par la mer Égée. Par cette voie ou ces voies, sont parvenus en Europe les Mastodontes et les *Dinotherium* escortés des premiers Singes, des Ruminants à bois, et des vrais Rhinocéros cornus. En revanche, l'Europe envoyait à l'Afrique du Nord, vers le milieu des temps Oligocènes, les Suidés (*Genyohyus*), les Anthracodéridés (*Brachyodus*), les Créodontes (*Hyænodon*, *Pterodon*), découverts par Andrews dans le riche gisement du Fayoum, aux confins du désert libyque.

D'autres échanges de faunes entre l'Europe et l'Inde peuvent être démontrés depuis l'Oligocène supérieur jusqu'à l'époque Pliocène, grâce aux riches gisements décrits par Cautley et Falconer dans la formation subhimalayenne des Monts Siwaliks. L'Europe paraît avoir envoyé en Asie les *Anthracotherium*, les grands *Brachyodus*, les Suidés, les *Amphicyon*, etc. ; elle en a reçu sans conteste les *Hipparion*, les Chevaux, les Giraffidés, les Gazelles, les Bovidés, les Capridés, les Ovidés, les Hyènes, les Singes Anthropoïdes et le premier précurseur fossile de l'humanité.

LIVRE VIII

CHAPITRE XXVIII

L'apparition de la vie sur le globe.

Le problème géologique des débuts de la vie. — Le monde Silurien. — La faune primordiale de Barraude. — Le monde Cambrien. — Les fossiles précambriens de Bretagne et des Montagnes Rocheuses. — Le terrain cristallophyllien et le métamorphisme des vieux sédiments.

Un dernier problème se présente à nous, et des plus passionnants, à la fin de cet exposé des transformations du monde animal à la surface du globe terrestre : c'est celui des origines même ou plus exactement des premiers débuts de la vie sur la Terre.

Il ne saurait être ici question d'aborder le problème par son côté biologique. Comment cette flamme mystérieuse qu'on appelle la vie est-elle venue, à un moment donné de l'évolution géologique de notre planète, animer la matière organique inerte et transformer ces composés d'un peu de carbone,

d'eau et d'un peu d'azote, en une cellule vivante o. même en un premier granule de protoplasma irritable et mobile? C'est là une question fondamentale sans doute, mais qui échappe entièrement à la compétence d'un géologue et d'un paléontologiste. On peut même ajouter sans crainte que ce redoutable problème a défié jusqu'ici les efforts de tous les biologistes, malgré quelques audacieuses tentatives de production artificielle de cellules, analogues, morphologiquement du moins, à celles qui constituent les êtres vivants.

Le problème géologique des débuts de la vie est à la fois plus modeste et plus positif. Pour l'aborder avec fruit, il sera nécessaire de dresser, en historien scrupuleux et précis, l'inventaire des documents que nous possédons à l'heure actuelle sur les plus anciennes traces des êtres vivants, patiemment exhumées une à une des strates les plus inférieures de l'écorce sédimentaire du globe.

Si nous portons nos regards en arrière jusque ver le milieu du siècle passé, nous constaterons qu'à cette époque les couches contenant les débris des plus anciens êtres fossiles connus correspondaient à cette partie de l'*ère Primaire* que les géologues désignent depuis Murchison sous le nom de *période Silurienne*, du nom d'une peuplade, les Silures, qui habitaient à l'époque anglo-romaine le comté actuel du Shropshire. Ces couches siluriennes du nord-ouest de l'Angleterre sont très riches en débris d'organismes marins, et, dès 1840, l'illustre géologue Murchison publiait sous le nom de *Siluria* un livre resté classique dans lequel étaient cataloguées e

décrites environ 950 espèces d'animaux fossiles appartenant à presque toutes les divisions fondamentales du règne animal.

La faune silurienne comprend en effet, dans le mode des Invertébrés, des *Éponges* siliceuses ; de nombreux *Polypiers* déjà associés en véritables récifs coralliens; des *Hydroïdes* spéciaux : Stromatopores, Graptolites; des *Échinodermes*, représentés déjà par cinq types de ce grand groupe : Crinoïdes, Cystidés, Blastoïdes, Astéroïdes, Échinides; des *Bryozoaires* et d'innombrables *Brachiopodes* : ensuite des *Mollusques* de tous les groupes : *Lamellibranches*, *Gastropodes*, *Céphalopodes* tétrabranchiaux ou *Nautilidés*; ces derniers atteignent à cette époque leur maximum d'épanouissement. Même certains types d'animaux entièrement mous, tels que les *Méduses* et les *Vers* marins ont laissé quelques traces de leur présence, les premières sous la forme de moulages naturels de leur cavité générale, les seconds par leurs perforations dans le sable, leurs tubes calcaires ou des articles chitineux de leurs mâchoires.

L'embranchement des Animaux articulés ou *Arthropodes* est brillamment représenté soit par des types inférieurs : *Cirrhipèdes*, *Ostracodes*, soit surtout par les deux groupes plus élevés des *Trilobites* et des *Gigantostracés*. Les Trilobites, sur lesquels nous aurons plusieurs fois à revenir, sont de curieux Crustacés marins nageurs, dont la carapace, formée d'une tête, d'un thorax à segments mobiles et d'une queue ou *pygidium* à segments immobiles, est partagée en trois lobes par deux sillons longitudinaux; leurs membres, rarement conservés, sont minces,

formés de deux branches articulées et assez uniformes dans les différentes régions du corps. Ils sont absolument spéciaux à l'ère Primaire et leur apogée coïncide précisément avec la période Silurienne, où ils comptent environ 75 genres et plus de 900 espèces. Les Trilobites représentent un groupe à part, très distinct de tous les autres ordres de Crustacés actuels, à l'exception de l'ordre des *Mérostomes*, dont un seul genre, la *Limule*, existe encore dans nos mers actuelles. Le groupe des Mérostomes est aussi de date très ancienne : des formes de grande taille, réunies sous le nom de *Gigantostracés* vivaient à côté des Trilobites, dans les mers siluriennes; nous aurons également à revenir sur ce groupe à propos des premiers débuts de la vie.

Mais la faune silurienne marine n'est pas réduite aux seuls Invertébrés; déjà les Vertébrés inférieurs au moins, les *Poissons*, étaient apparus et se montrent simultanément sous trois types distincts et nettement différenciés : les *Sélaciens* ou Poissons cartilagineux, carnassiers analogues à nos Requins, les *Ganoïdes* à écailles émaillées rappelant le Polyptère actuel du Nil et enfin les *Placodermes* ou *Poissons cuirassés*, si remarquables par leur élégante carapace de grandes plaques osseuses qui protégeaient la tête et la partie antérieure du tronc. Les Vertébrés supérieurs, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères sont encore inconnus à cette époque.

Mais ce tableau de la vie silurienne serait incomplet si nous ne faisions mention du fait si important de l'apparition première des êtres à respiration aérienne; dans l'état actuel de nos connaissances, les *Arachnides* du groupe des Scorpions sont seuls à

nous indiquer la prise de possession des continents siluriens par des animaux terrestres à respiration trachéenne, issus vraisemblablement d'ancêtres marins.

Ainsi le monde silurien se présente à nous comme un monde très complexe, très riche et en même temps très évolué, puisque nous y trouvons des êtres aussi compliqués et aussi parfaits que le sont des Céphalopodes, des Crustacés et des Poissons. Ces animaux avaient de toute évidence des ancêtres; il fallut aller en Bohême pour les découvrir.

Prague est une grande et belle cité, gracieusement assise sur les deux rives de la Moldau, dans une région schisteuse au sol un peu ingrat et stérile, qui ne manque pas d'analogie avec quelques parties du Plateau Central français, le Limousin par exemple. Les sciences naturelles sont en honneur dans cette ville et ce n'est pas sans un sentiment d'admiration un peu jalouse que l'on voit ce magnifique monument, le *Musée National*, élevé par la nation tchèque à la gloire de la Bohême. Ce superbe palais contient toutes les collections nationales d'archéologie, de préhistoire, d'histoire naturelle vivante et aussi les collections géologiques et paléontologiques.

La visite du Musée de Prague est pour le naturaliste, et en particulier pour le géologue français, un véritable pèlerinage. Ce musée est en effet tout vibrant du souvenir de l'un de nos plus savants compatriotes, Joachim Barrande.

Barrande a demeuré de longues années en Bohême, et il a profité de ce séjour et des libéralités d'un royal protecteur pour se livrer à une étude approfondie du *bassin silurien de la Bohême.*

La ville de Prague est en effet assise au centr d'une cuvette ou large bassin formé en majeur partie de couches siluriennes. Barrande a étudi patiemment, assise par assise, les couches de ce bassin, et il a recueilli les innombrables fossiles contenus dans chacune de ces couches. Les résultats de ses admirables découvertes sont consigné dans une magnifique série de volumes intitulés *Système silurien du centre de la Bohême*, qui constituent une véritable bibliothèque, un monument qui sert encore de base à toutes les recherches sur les animaux des temps Primaires.

Le souvenir de Barrande est resté tout à fait vivant en Bohême, et c'est avec une légitime satisfaction que le géologue français qui parcourt les environs de Prague voit apparaître sur la rive de la Moldau, gravé sur le roc, le nom de Barrande, au-dessus des carrières de Konieprus, qui lui ont livré une importante partie de ses richesses.

Les collections de Barrande sont restées au Musée de Prague, où elles occupent au deuxième étage du Musée National une immense salle désignée sous le nom de *Barandeum*. Dans un angle de la salle, au pied d'un monument, sorte de petit autel où se dresse le buste de Barrande, sont disposés les marteaux qui lui ont servi dans ses recherches et la collection des ouvrages qu'il a écrits : c'est là, comme nous le disions plus haut, un véritable pèlerinage.

Barrande mérite à tous égards cet honneur et ce culte. Non seulement il a décrit et fait connaître la faune silurienne de la Bohême, qui est sans doute la plus riche faune connue de cette époque ; mais il

a eu le mérite et la gloire de nous montrer que cette faune silurienne avait été précédée par un monde plus ancien auquel il a appliqué dans l'enthousiasme de la découverte, le nom de *faune primordiale*.

Les couches contemporaines de la faune primordiale existent bien en Angleterre, où Sedgwick les avait désignées dès 1835 sous le nom de *terrain Cambrien*, tiré de l'ancienne dénomination romaine de Pays de Galles. Mais ces assises de grès et de schistes, inférieures au Silurien, n'avaient point encore livré de débris organiques et étaient désignées par les géologues anglais comme une *graüwacke stérile*. Au contraire Barrande a découvert dans les couches cambriennes de Bohême un monde d'animaux marins tout différent du monde silurien.

Si nous jetons un coup d'œil sur la structure géologique du bassin de Prague, nous constaterons que les couches primaires y sont disposées en cuvettes concentriques à partir des schistes cristallins qui en forment la bordure et que Barrande désigne sous la lettre A. Les autres assises plus récentes sont modestement notées par des lettres allant de B à H. L'assise C est le gîte de la faune primordiale contenue dans des schistes brun verdâtre qui affleurent des deux côtés de la cuvette, aux deux villages célèbres de Skrej et de Ginetz.

La faune primordiale de Bohême est surtout riche en Trilobites répartis en sept genres différents, dont les plus caractéristiques sont le *Paradoxides*, l'*Agnostus* : le premier a une grosse tête parabolique prolongée en arrière et sur les côtés par deux longues pointes, un thorax aux segments multiples, et un très petit pygidium ; le second possède une tête et un

pygidium cylindrique, réunis par un tout pet. thorax à deux segments. L'*Agnostus* et quelques autres espèces de la faune primordiales sont aveugles ce qui autorise à penser que ces Trilobites ont vécu dans une mer relativement assez profonde. Aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner de la pauvreté relative de cette faune en organismes autres que les Trilobites; ils se réduisent en effet à quelques Brachiopodes, à un Mollusque Ptéropode à vie pélagique et à des débris d'Échinodermes du groupe des Cystidés.

Après la découverte sensationnelle de Barrande la faune primordiale a été retrouvée un peu partout en Suède, en Angleterre, en Espagne, en Amérique en France elle a échappé longtemps aux recherches des géologues, jusqu'à ce que Bergeron eût la bonne fortune de la découvrir en 1888 sur les pentes méridionales de la Montagne Noire.

Mais déjà à ce moment, la faune à *Paradoxides* avait été dépouillée de son auréole de faune la plus primitive. Le Dr Hicks avait en effet recueilli dans les couches cambriennes les plus inférieures du pays de Galles, près de la petite ville de Saint-David's les rudiments d'une nouvelle faune ayant sans doute de grandes affinités avec la faune de Bohême, mais distincte par ses espèces de Brachiopodes et située sans aucun doute possible au-dessous des couches caractérisées par le genre *Paradoxides*. La faune de Cambrien inférieur ne tarda pas à être bientôt reconnue dans des régions diverses et caractérisé par un genre spécial de Trilobites, l'*Olenellus*, distinct du *Paradoxides* par ses pointes céphalique

plus courtes et le nombre moins élevé des segments du thorax. A la suite de ces découvertes la faune de Bohême cessait d'être la faune primordiale pour devenir seulement la faune caractéristique du Cambrien moyen.

Dans l'état actuel de nos connaissances, le total des animaux fossiles recueillis dans l'épaisseur entière du terrain Cambrien sur toute la surface du globe constitue un ensemble très remarquable dont nous devons analyser les caractères les plus essentiels.

Ce sont d'abord de simples traces, des pistes d'animaux sur le sable ou la vase marine; les paléontologistes sont embarrassés en présence de ces empreintes et ne savent à quel groupe zoologique il faut les attribuer. Ils se contentent le plus souvent de leur donner des noms provisoires en attendant que quelque hasard heureux permette un jour une détermination plus précise. Quelques-unes de ces pistes rayonnent autour d'un point central, ce sont les *Olldhamia;* d'autres, les *Arenicolites* sont de petites stries alignées sur deux files et attribuées à la marche de Vers marins ou Annélides; d'autres enfin, formées par deux sillons parallèles sont sans doute des pistes de Crustacés.

A côté de ces *organismes problématiques*, nous trouvons des formes zoologiques bien définies : des spicules d'*Éponges* siliceuses, des *Polypiers* très primitifs, des *Alcyonnaires* chitineux du groupe éteint des *Graptolites;* des *Échinodermes* appartenant aux trois types des *Crinoïdes*, des *Cystidés* et des *Astéries;* de nombreux *Brachiopodes* dont une famille, celle des *Lingules*, à coquille cornée, a traversé depuis le Cambrien inférieur la série entière des formations

géologiques jusqu'à nos mers actuelles, à peu pré
sans avoir subi la moindre modification morpholo
gique. Les Mollusques, quoique relativement pei
nombreux, sont cependant représentés par quelques
espèces de Lamellibranches de la famille des Arches
et surtout par plusieurs genres à habitat pélagiqu
du groupe des Ptéropodes. Les Céphalopodes eux
mêmes, le type le plus élevé de la classe de
Mollusques ont été récemment découverts dans l
Cambrien d'Esthonie et du Canada sous la forme de
Nautilidés à coquille droite, voisins des Orthocères
(genre *Volborthella*).

Enfin la classe des Arthropodes marins est riche
ment représentée soit par quelques *Ostracodes* enfer
més entre leurs deux valves calcaires, soit pa
quelques *Malacostracés* inférieurs voisins des *Nebali*
actuels, soit surtout par le groupe alors florissan
des *Trilobites :* sur environ 150 genres connus de ce
groupe, le tiers, ou 50 genres avec 250 espèces, ont
été trouvés dans le système cambrien. La faune de
Trilobites du Cambrien est entièrement distincte de
celle du Silurien : un très petit nombre de genres,
tels que *Agnostus* et *Conocoryphe*, passent dans la
faune Silurienne.

Contrairement à ce que nous avons vu pour
l'époque Silurienne, aucune trace de Vertébré n'a
encore été signalée dans les couches cambriennes :
il semble logique de considérer l'absence des Poissons
dans les mers de cette époque comme une simple
lacune provisoire de nos connaissances.

Ainsi le monde Cambrien se montre, si l'on fait
abstraction des Vertébrés, comme constitué sensi-
blement par les mêmes éléments généraux que l

monde Silurien. Tous les grands groupes d'Invertébrés y sont représentés, et par leurs types les plus élevés en organisation, tels que les *Céphalopodes* dans le rameau des Mollusques, les *Crustacés* dans le rameau des Articulés. Peut-on supposer sans une grande invraisemblance, que ces animaux si complexes, si évolués pour parler le langage transformiste, n'auraient pas été précédés par des ancêtres plus simples, appartenant à des groupes plus inférieurs du même rameau? La réponse matérielle à cette question nous a été fournie seulement depuis un très petit nombre d'années.

Nous n'avons pas encore en effet terminé notre voyage en profondeur, à la recherche des premières traces de la vie, dans l'épaisseur de l'écorce sédimentaire du globe. Au-dessous du terrain cambrien, il existe dans des contrées diverses, en France, en Angleterre, en Finlande, dans le nord de l'Amérique, d'énormes épaisseurs de couches sédimentaires : schistes, grès conglomérats ou calcaires, longtemps considérées comme azoïques. On les désigne sous le nom général de terrain *précambrien* ou encore de *Huronien*, à cause de leur grand développement sur les bords du grand lac canadien. En France, les couches schisteuses connues sous les noms de *schistes de Rennes*, de *phyllades de Saint-Lô* ou de *Douarnenez* sont des représentants très nets de ces couches précambriennes dans le vieux massif armoricain.

L'absence ou l'extrême rareté des débris organiques dans ce terrain s'expliquent aisément parce que ces sédiments très anciens ont fréquemment éprouvé, dans la suite des temps géologiques, sous

l'influence de causes d'origine interne que nous aurons à analyser plus loin, des modifications de structure que l'on désigne sous le nom général de *métamorphisme.* Les schistes au lieu d'être terreux et amorphes sont satinés ou luisants par suite du développement de membranes de mica ou de séricite ; les calcaires sont devenus marmoréens ou saccharoïdes ; parfois même la cristallinité de ces sédiments a atteint des degrés plus accentués, comparables à ceux que l'on observe ordinairement dans le terrain dit *primitif* ou *cristallophyllien.* Ce métamorphisme partiel ou total a eu pour premier effet de détruire les fragiles traces des êtres aux formes variées qui ont peuplé sans aucun doute les eaux des mers précambriennes : c'est là, on peut le dire, le cas le plus général.

Pourtant, en quelques points privilégiés et par suite de circonstances locales difficiles à préciser, le métamorphisme a respecté fort heureusement une partie des sédiments de cette époque, dont la texture demeure alors tout à fait semblable à celle des sédiments primaires les plus normaux. Aussi n'a-t-on pas tardé à y observer de divers côtés des traces plus ou moins nettes de la vie : ce furent d'abord des pistes ou des perforations d'animaux *problématiques*, signalés dans les grès des Highlands d'Écosse et retrouvées par Lebesconte dans les schistes des environs de Rennes. Dans le même massif breton, un autre savant français, Cayeux, étudiant des coupes minces pratiquées dans certains schistes charbonneux précambriens, pense pouvoir reconnaître dans ces préparations d'élégantes sphérules treillissées, identiques aux coquilles siliceuses

de certains Radiolaires actuels. Il y décrit en outre des traces, un peu moins nettes il est vrai, de coquilles de Foraminifères et de spicules d'Éponges siliceuses : bien que l'authenticité de ces organismes ait donné lieu à quelques contestations, on ne pouvait s'empêcher d'être frappé au moins du fait que la simplicité d'organisation de ces animaux précambriens, qui appartiennent aux groupes les plus inférieurs des Invertébrés, correspondait assez bien avec l'idée *a priori* que l'on devait se faire d'une faune réellement primitive ; la faune précambrienne de Bretagne possédait bien les caractères les plus vraisemblables d'un monde animal encore bien près de ses origines. Il a fallu bientôt renoncer une fois de plus à cette manière de voir simpliste.

L'exploration méthodique par les géologues américains des terrains anciens du Canada et des Montagnes Rocheuses nous réservait en effet des découvertes tout à fait inattendues. Au Canada et à Terre-Neuve, on retrouve d'abord, grâce aux recherches de Mathew, les mêmes pistes de Vers arénicoles ou d'autres animaux problématique que nous connaissions en Écosse et en Armorique ; il fallait y joindre, il est vrai, les traces un peu confuses d'uue coquille de Mollusque. Mais l'intérêt de toutes ces contatations disparaît presque devant les étonnantes révélations que devait nous fournir la célèbre contrée des *canyons* de l'Ouest américain.

Peu de contrées du globe sont d'un intérêt plus saisissant pour le naturaliste que les grands plateaux dénudés et stériles, qui dans les États du Montana, de l'Utah, de Wyoming et du Colorado, constituent

les gradins tabulaires des Montagnes Rocheuses, à l'ouest des vastes *prairies* fertiles du Missouri et du Mississipi. Dans ces plateaux, aux couches demeurées presque horizontales depuis les temps les plus reculés de la vie du globe, les rivières se sont taillé de gigantesques cluses d'érosion ou *canyons*, profondes parfois de plus d'un kilomètre, et dont les parois abruptes, étagées en gradins aux teintes multicolores, livrent aux yeux du géologue la série presque entière des formations sédimentaires, depuis le socle primitif jusqu'à la fin des temps secondaires.

Les sédiments précambriens formés par une accumulation puissante de 3.500 mètres de grès, de schistes et de calcaires jouent un rôle important dans la structure du socle ancien des plateaux des Montagnes Rocheuses.

Ces couches, reposant sur des gneiss anciens, paraissent avoir échappé à peu près complètement aux actions métamorphiques : aussi n'est-il pas étonnant qu'elles aient fini par livrer quelques débris d'organismes aux investigations des géologues du *Geological Survey* des États-Unis. Dans le grand Canyon du Rio Colorado, la plus belle et la plus grandiose de ces grandes entailles de l'écorce de la Terre, Charles Walcott nous a fait connaître il y a cinq ans la présence de colonies d'Hydroïdes voisines des Stromatopores, des Mollusques à coquille conique (genre *Chuaria*) rappelant les Patelles qui se fixent sur les rochers de nos rivages, peut-être de Ptéropodes pélagiques, et enfin, d'un fragment bien caractérisé d'un anneau de Trilobite paraissant se rapprocher des formes du Cambrien.

Plus au nord, dans le Montana, la série précambrienne est désignée localement sous le nom de *série de Belt*, et comprend 3.600 mètres de schistes, de quartzites et de calcaires. En deux points différents, à l'entrée du canyon de Deep-Creeck et dans le canyon de Sawsmill, on a également découvert des traces d'organismes : des pistes d'Annélides se rapportant à quatre espèces différentes, et nombre d'autres pistes dues à des Mollusques ou à des Crustacés. Mais ces couches contiennent en outre, *en immense quantité*, des débris d'un ou plusieurs genres de Crustacés de grande taille, déformés, aplatis et généralement tronçonnés, dont la forme la mieux caractérisée a reçu le nom de *Beltina Danai*, pour rappeler la mémoire de l'illustre géologue Dana. On ne peut plus mettre en doute l'existence dans les mers précambriennes de Mollusques, de Trilobites et de Gigantostracés, analogues à ceux qui pullulent dans les couches cambriennes et siluriennes.

Quelles conclusions devons-nous tirer de ces découvertes véritablement stupéfiantes? Une seule s'impose avec une conviction irrésistible : *le monde précambrien est déjà un monde très vieux* et sa découverte ne nous rapproche pas beaucoup plus du début de la vie sur la Terre que ne l'avaient fait les mémorables découvertes de Murchison, de Barrande et du Dr Hicks dans les zones de plus en plus reculées des terrains siluriens et cambriens de l'Ancien Monde. Nous sommes condamnés à descendre beaucoup plus bas encore à travers les épaisseurs énormes des plus vieux sédiments.

Mais ici nous nous trouvons arrêtés par une diffi-

culté à peu près insurmontable. Partout où l'on p
observer la base des couches précambriennes,
les voit reposer sur un terrain dont le mode de f
mation est demeuré longtemps énigmatique et q
l'on avait qualifié prématurément du nom de *terra*
primitif, dans l'hypothèse que ce terrain résultait
la première consolidation d'une mince croûte soli
à la surface du globe terrestre à l'état de fusi
ignée. Ce terrain se compose essentiellement
micaschistes et de *gneiss*, au sein desquels se trouve
parfois intercalées des bandes de calcaire cristall
ou d'*amphibolites*, riches en chaux et en magnési
Toutes ces roches affectent un double caractère
d'une part, elles sont composées de minéraux si
catés parfaitement cristallins, ce qui les rappro
au point de vue chimique et minéralogique des roch
éruptives de la famille des granites ; mais, d'aut
part, les éléments de ces roches ont une structu
nettement feuilleté, tout à fait semblable à celle d
roches sédimentaires les plus normales. En rais
de cette double modalité, un géologue belge, d'H
malius d'Halloy, avait proposé, il y a près d'un si
cle, la désignation de *terrain cristallophyllien* qui e
très expressive et a été accueillie avec faveur par
monde savant. On emploie aussi très fréquemme
le nom de *terrain Archéen*.

Bien peu de géologues se refusent aujourd'hui
admettre que ces couches schisteuses et cristallin
aux surfaces miroitantes de paillettes de mica et
séricite, ont été à l'origine de véritables sédimer
amorphes déposés à l'état de vases, de sables et
calcaires au fond des océans primitifs. La présen
de bandes calcaires parfaitement conservées, de l

de grès et de conglorémats représentant d'anciens sables et galets de rivage, le parallélisme fréquent de ces strates avec celle du terrain précambrien et cambrien qui les recouvre, sont des arguments d'une grande force en faveur de cette manière de voir qui a été défendue en France par Michel Lévy. Par quel mécanisme s'est effectué cette profonde modification métarmophique des sédiments anciens passés ainsi à l'état de roches cristallines presque semblables à des roches éruptives? Il est nécessaire, pour en avoir une idée un peu nette, de jeter un coup d'œil sur la série de phénomènes qui ont accompagné le dépôt des sédiments marins durant la longue série des temps géologiques. Ces sédiments, d'origine presque entièrement continentale, s'accumulent en épaisseurs énormes dans certaines parties profondes des océans, sortes de cuvettes à très large rayon, auxquelles Dana a appliqué le nom de *géosynclinaux*. Le fond de ces vastes dépressions doit présenter deux conditions nécessaires : 1° ne pas être trop éloigné des rivages d'un continent, source et point de départ des matériaux charriés par les fleuves ; 2° posséder un fond assez peu rigide pour permettre l'affaissement graduel de la croûte terrestre en ce point, probablement en partie sous le poids même des sédiments accumulés dans le fond du géosynclinal.

Les conséquences de cet affaissement qui a souvent continué sans interruption pendant plusieurs périodes géologiques successives, ne sont pas difficiles à prévoir. En s'affaissant, la partie inférieure de cette série de couches, empilées parfois sur une épaisseur de plusieurs kilomètres, se rapproche de

régions de la croûte terrestre soumises à des tem
ratures de plus en plus élevées; on doit même
mettre, si le mouvement d'affaissement est as:
prolongé, que ces couches sédimentaires arrivent
se mettre en contact plus ou moins direct avec u
partie du magna interne emprisonné à l'état de
sion, aux températures de 1.500° à 2.000°, au-desso
de la croûte solide qui constitue, sur une épaisse
de quelques kilomètres seulement, une mince pel
cule à la surface du globe terrestre.

Entraînés dans un semblable milieu, les séı
ments se trouvent soumis à l'action de vapeurs
haute température, alcalines, fluoriques, bo
ques, etc., toutes douées d'une activité chimique o
plus intenses : ces vapeurs imprègnent les séı
ments, grâce aux mille fissures qui les pénètrent
se combinent avec la matière siliceuse, argileuse
calcaire qui les constitue pour la transformer ı
silicates divers : feldspaths, micas, amphiboles, p
roxènes, qui sont précisément les minéraux crist:
lisés constitutifs des roches granitoïdes. Même uı
partie des sédiments a dû être entièrement *digér*
et incorporée dans le magma interne, perdant ain
toute trace de la structure feuilletée originelle. *l*
base tout entière de la série des couches sédimentair
déposées dans les premières mers, se trouve prob
blement détruite par ce procédé et définitivement sou
traite à nos observations.

Quoi d'étonnant alors, si cette théorie du *métamo*
phisme général est exacte, que les traces organiquı
aient entièrement disparu des couches archéenn(
où des êtres vivants avaient dû les abandonner :
moment du dépôt de ces strates dans les ancie·

océans ? De fait, la série cristallophyllienne, qui dans quelques points du globe atteint plus de 20 kilomètres d'épaisseur de couches superposées, paraît entièrement dépourvue de fossiles et il semble peu vraisemblable que l'on puisse jamais y en découvrir.

Pourtant il y a bientôt un demi-siècle, une lueur d'espoir sembla luire dans cette voie. Les géologues canadiens, étudiant les couches archéennes sur les bords du Saint-Laurent, reconnurent à la surface des bancs d'un calcaire serpentineux intercalé dans les gneiss anciens, des nodosités faisant saillie en demi-relief et de dimensions variables allant jusqu'à la grosseur d'une tête d'enfant. Examinées en coupe microscopique, ces nodosités se montrèrent formées de minces bandes concentriques et alternantes de calcite et de serpentine, les premières traversées en outre par un système de canalicules perpendiculaires ramifiés. D'éminents paléontologistes, tels que Dawson et Carpenter, crurent pouvoir reconnaître dans ces rognons la structure caractéristique de certains Foraminifères, tels que les Nummulites, et pensèrent se trouver en présence du plus ancien débris organique dont la Terre nous ait laissé la trace, d'où le nom d'*Eozoon* ou aurore du monde animal. Bientôt signalé en dehors du Canada, dans les gneiss archéens d'Irlande, de Bohême, de Bavière et des Pyrénées, l'*Eozoon* devint l'objet de discussions passionnées, les uns tenant pour la nature organique de ce géant étrange des Foraminifères, d'autres ne voulant y voir qu'une simple concrétion minérale. Cette dernière interprétation dut être universellement adoptée à la suite de la découverte

faite par Johnston-Lavis, dans les laves du Vési
sur les flancs de la Somma, de concrétions vo'
niques à structure entièrement semblable à l'*Eozc*
et résultant, comme au Canada, d'un mélange mi
ralogique intime d'éléments calcaires et serpe
neux. L'aurore de la vie échappait ainsi une fois
plus aux décevantes investigations des géologues

Faut-il conclure de ces faits que nous dev
renoncer à jamais à résoudre ou au moins à po
suivre plus loin le passionnant problème des déb
de la vie sur le globe? C'est là, malheureusemen
faut bien l'avouer, la perspective la plus vraise
blable. Le seul espoir qui nous reste est de trou
en quelque région encore inexplorée où affleure
terrain archéen, quelques parties de ces couc
ayant échappé, par des circonstances locales, à l'
tion destructive des agents métamorphiques. C
n'est pas absolument impossible puisque le terr
précambrien est presque partout métamorphisé
n'a livré de couches fossilifères qu'en des points t
limités de ses affleurements.

Les chances de succès les moins mauvaises par
sent devoir se rencontrer de préférence dans l'
ploration des contrées polaires. Ce que nous sav
à l'heure actuelle de l'histoire de la formation
continents et des chaînes de montagnes nous auto
à penser que c'est dans les régions arctique et ant
tique que la croûte terrestre s'est tout d'abord
froidie, contractée et plissée ; c'est là que les p
mières rides continentales ont dû émerger de bo
heure au-dessus des premières mers. Ces ter
désolées présentent depuis les temps les plus rec

de la vie du globe un caractère de stabilité et de rigidité des plus remarquables, faisant contraste avec la mobilité et la moindre résistance de la croûte terrestre dans les régions tempérées et équatoriales. C'est donc dans le voisinage des pôles que les plus anciens sédiments ont pu échapper peut-être en partie au métamorphisme, grâce à leur incorporation rapide aux continents et à l'absence d'une lourde couverture de dépôts plus modernes.

Il y a lieu sans doute d'espérer de ce côté des révélations importantes sur les ancêtres des animaux cambriens et précambriens, surtout si quelque réchauffement passager de l'atmosphère terrestre, quelque phase interglaciaire comme celles qui se sont produites à plusieurs reprises au cours des temps quaternaires, venait déblayer momentanément les continents polaires de leur manteau de glace et soulever pour nous un coin du voile qui nous dérobe encore le problème passionnant de l'apparition de la vie sur le globe.

ÈRES		PÉRIODES			ÉTAGES
ÈRE TERTIAIRE.	TERRAINS NÉOGÈNES.	Pléistocène ou Quaternaire.			supérieur.
					inférieur.
		Pliocène	supérieur		Sicilien.
			moyen		Astien.
			inférieur.		Plaisancien.
		Miocène	supérieur		Pontien.
			moyen		Sarmatien.
					Tortonien.
					Helvetien.
			inférieur		Burdigalien.
	TERRAINS ÉOGÈNES.	Oligocène	supérieur		Aquitanien.
			moyen.		Stampien.
			supérieur		Sannoisien.
		Éocène	supérieur		Ludien.
			moyen		Bartonien.
					Lutécien.
			inférieur.		Londinien.
					Sparnacien.
					Thanétien.
					Montien.
ÈRE SECONDAIRE.	TERRAINS CRÉTACÉS.	Crétacé supérieur.	Danien.		
			Sénonien.	supérieur.	Campanien.
				inférieur.	Santonien.
			Turonien.	supérieur.	Angoumien.
				inférieur.	Ligérien.
			Cénomanien.		
		Crétacé inférieur.	Albien ou Gault.	supérieur.	Vraconien.
				inférieur.	Albi[illegible]
			Aptien.	supérieur.	Gar[illegible]
				inférieur.	Béd[illegible]
			Barrémien		
			Hauterivien.		
			Valanginien.		
			Berriasien.		

		Périodes	Étages
Terrains Jurassiques.	Jurassique supérieur.	Portlandien ou Tithonique.	Purbeckien.
			Portlandien p. dit.
			Bononien.
		Kimmeridgien.	Virgulien.
			Ptérocérien.
		Séquanien.	Astartien.
			Rauracien.
		Oxfordien.	Argovien.
			Oxfordien p. dit.
		Callovien.	
	Jurassique inférieur.	Bathonien.	
		Bajocien.	
	Lias.	Toarcien.	
		Charmouthien.	
		Sinémurien.	
	Infra-Lias.	Hettangien.	
		Rhétien.	
Terrains Triasiques.	Trias.	supérieur.	Keuper (marnes irisées).
		moyen.	Muschelkalk.
		inférieur.	Grès bigarré.
«	Permien.	supérieur.	Thuringien.
		moyen.	Saxonien.
		inférieur.	Autunien.
	Carboniférien.	supérieur.	Stéphanien.
		moyen.	Westphalien.
		inférieur.	Dinantien.
	Devonien.	supérieur.	Famennien.
			Frasnien.
		moyen.	Givétien.
			Eifélien.
		inferieur.	Coblentzien.
			Gédinnien.
	Silurien.	supérieur.	Gothlandien.
		inférieur.	Ordovicien.
	Cambrien.	supérieur.	Potsdamien.
		moyen.	Acadien.
		inférieur.	Géorgien.
	Précambrien ou Huronien.		

RAIN CRISTALLOPHYLLIEN (Gneiss et Micaschistes).

CLASSES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES
MAMMIFÈRES PLACENTAIRES.	*Primates*	Bimanes	Homme.
		Anthropoides	*Pithecanthropus*, Or Chimpanzé, Gibbons
		Singes Catarhiniens	Macaques, Semnopi ques, etc.
		Singes Platyrhiniens	Hurleurs, Ouistitis.
	Carnivores	Carnassiers	Chiens, *Amphicyon*, O Belettes, Loutres, vettes, Chats, *Mac rodus*.
		Créodontes (Carnassiers primitifs)	*Arctocyon*, *Hyænodon*, *rodon*.
		Pinnipèdes	Phoques, Morses.
	Chiroptères	Frugivores	Roussettes.
		Insectivores	*Vespertilio*, *Rhinolo*
	Insectivores	»	*Adapisorex*, Taupes, *tetes*, Musaraignes, rissons.
	Rongeurs	Protrogomorphes	*Pseudosciurus*, Loirs.
		Sciuromorphes	Ecureuils. Castors.
		Myomorphes	Rats, Campagnols.
		Hystricomorphes	Porc-épic, *Cavia*.
		Lagomorphes	*Lagomys*, Lièvres.
	Tillodontes	»	*Esthonyx*.
	Ongulés	Hyracoïdés	Daman.
		Typothériens	*Typotherium*.
		Toxodontes	*Astrapotherium*, *To*
		Proboscidiens	*Elephas*, *Mastodon*, *P mastodon*, *Dinothe*
		Amblypodes	*Coryphodon*, *Dinocer*
		Paridigités	*Anthracotherium*, *chyodus*, *Ancodus* Cochons. — Hip tames. — Chamea *Anoplotherium*. — *phodon*. — Tragul *Cervulus*. — Cer Antilopes. —

SSES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES
MAMMIFÈRES PLACENTAIRES (*suite*).	*Ongulés* (suite).	Imparidigités.	*Hyracotherium*. — *Pala therium*. — Chevau *Hipparion*, *Anchith rium*. — Tapirs. — *L phiodon*. — Rhinocéro *Acerotherium*, *Amyn don*. — *Titanotheriu* *Chalicotherium*.
		Condylarthrés.	*Phenacodus*.
	Siréniens	»	Lamantins, Dugong.
	Cétacés	»	Baleine, Balénoptère, C chalot.
	Édentés	Nomarthrés.	Oryctérope, Pangolin.
		Xenarthrés	Fourmilier, Paresseux. - Gravigrades. — *Glypt don*, Tatous.
MAMMI S APLACEN ES.	*Marsupiaux*	Polyprodontes.	*Didelphys*, *Amphileste* *Dromatherium*.
		Diprotodontes.	Kangourous, *Thylacole* Kangourous. — Rats.
	Multituberculés ou *Allothériens*	»	*Plagiaulax*, *Microleste* *Polymastodon*.
	Monotrèmes	»	Échidné, Ornithorynque.
OISEAUX.	Carinates	sans dents	Presque tous les Oiseau actuels.
		à dents.	*Icthyornis*.
	Ratites	sans dents	Autruche, Casoar, *Æpyor nis*, *Apteryx*.
		à dents.	*Hesperornis*.
	Saurures.	»	*Archæopteryx*.
REPTILES.	*Ptérosauriens*.	»	*Pterodactylus*.
	Dinosauriens.	Ornithopodes.	*Stegosaurus*. — *Ceratop* *Iguanodon*. — *Hadr saurus*.
		Théropodes.	*Zanclodon*. — *Anchisaurus* *Megalosaurus*. — *Ceratosaurus*.
		Sauropodes.	*Cetiosaurus*. — *Atlantosaurus*. — *Brontosaurus* — *Ornithopsis*.

CLASSES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES
REPTILES (*suite*).	*Crocodiliens*	Eusuchiens	*Longirostres* : *Teleosau-rus*, Gavials. *Brévirostres*. — Croco-diles, Alligators.
		Pseudosuchiens	*Ætosaurus*.
		Parasuchiens	*Belodon*.
	Ophidiens	»	Pythons, Couleuvres, Vi-pères, *Typhlops*.
	Lacertiens	Pythonomorphes	*Mosasaurus*.
		Lacertiliens	*Dolichosaurus*, *Placosau-rus*, Varans, Lézards, Scinque.
	Rynchocéphaliens	»	*Sphenodon* ou *Hatteria*. — *Sauranodon*. — *Pro-rosaurus*. — *Palæohat-teria*.
	Théromorphes	Thériodontes	*Naosaurus*. — *Lycosaurus* — *Cynodraco*.
		Pareiasauriens	*Pareiasaurus*.
		Placodontes	*Placodus*.
		Anomodontes	*Dicynodon*.
	Chéloniens	Pleurodères	*Proganochelys*.
		Cryptodères	*Dermochelys*. — *Chelone*. — *Idiochelys*. — Chélydre — Emydes. — *Testudo*
		Trionychiens	*Trionyx*.
	Sauroptérygiens	»	*Nothosaurus*. — *Plesio-saurus*.
	Icthyosauriens	»	*Icthyosaurus*.
AMPHIBIENS.	*Céciliens*	»	Cécilies.
	Urodèles	»	Salamandres, *Andrias*.
	Anoures	»	Grenouilles, [illegible] ds.
	Stégocéphales	Stéréospondyliens ou La-byrinthodontes	*Anthracosaurus* [illegible] *saurus*, *Capit* [illegible]
		Temnospondyliens	*Archégosaurus* [illegible] *Dendrerpet*
		Lépospondyliens	*Branchiosaur* [illegible] riens.

SES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES
	Téléostéens (Poissons osseux). .	»	Silure, Brochet, Saumon, Hareng, Perche, Morue, Sole.
	Ganoïdes écailleux.	»	Esturgeon, Polyptère, *Acanthodes*, *Lepidosteus*, *Osteolepis*, *Leptolepis*. *Pycnodus*.
	Ganoïdes placodermes.	»	*Pteraspis*, *Cephalaspis*, *Bothriolepis*.
	Dipeustes	»	*Coccosteus*, *Dipterus*, *Ceratodus*.
	Plagiostomes. . .	Squalidés.	Requins, Squales.
		Batidés.	Raies.
	Marsipobranches.	»	Lamproie.
	Leptocardes (Acrâniens).	»	*Amphioxus*.

SES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES FOSSILES

ARTHROPODES.

SES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES FOSSILES
TES.	»	»	»
NOIDES.	Arachnoïdés. . .	»	*Eophrynus*.
	Scorpionidés. . .	»	*Palæophonus*.
PODES.	»	»	Iules.
TACÉS.	ustracés . .	Décapodes. Brachyoures . .	Crabes.
		Décapodes. Macroures. . .	Crevette.
		Isopodes.	Cloporte.
		Phyllocarides.	*Nebalia*, *Ceratiocaris*.
	stomes . . .	Xiphosures.	Limule, *Belinurus*.
		Gigantostracés	*Eurypterus*, *Pterygotus*, *Bettina*.

CLASSES	ORDRES	SOUS-ORDRES		PRINCIPAUX TYPES FOSS…
		ARTHROPODES (*suite*).		
CRUSTACÉS (*suite*).	Entomostracés. .	Trilobites.		*Agnostus*, *Parado…* *Conocoryphe*, *Phac…*
		Phyllopodes.		*Apus*, *Estheria*.
		Ostracodes		*Cypris*, *Leperditia*.
		Cirrhipèdes.		Balane, Anatife, Cor…
		MOLLUSQUES.		
MOLLUSQUES (proprement dits).	Céphalopodes. . .	Dibranchiaux.	Octopodes. . .	Argonaute.
			Décapodes. . .	Poulpe, Seiche, Bélem… Spirule.
		Ammonéens.	Prosiphonés . .	Ammonites.
			Rétrosiphonés. .	Goniatite, Clyménie.
		Tétrabranchiaux.		Nautile, *Orthoceras*, … *toceras*.
	Gastropodes . . .	Scaphopodes		*Chiton*.
		Prosobranches.		Patelle, Cerithe, V… *Natica*.
		Hétéropodes		Carinaire.
		Opisthobranches.		*Aplysia*, *Actæonella*.
		Pulmonés.		Hélix, Limnée, Plano…
	Ptéropodes. . . .	»		*Hyalæa*, *Conularia*.
	Lamellibranches .	Siphonés.		*Venus*, *Cyrèna*, Ch… *Requiena*, *Diceras*, … distes.
		Asiphonés.	Homomyaires.	Arche, Trigonie.
			Hétéromyaires.	Avicule, Moule.
			Monomyaires. .	Huître, *Pecten*.
MOLLUSCOÏDES.	Brachiopodes. . .	Articulés.		Térébratule, Rynch… *Stringocephalus*, … fer, Orthis.
		Inarticulés		Lingule
	Bryozoaires . . .	»		*Cellepor*
		VERS.		
…NÉ-…DES.	»	»		Serpule.

ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYPES FOSSILES
	VERS (*suite*)	
»	»	*Nereites*, *Arenicolites*) *Oldhamia*.
	ÉCHINODERMES.	
»	»	Holothurie.
Irréguliers. . . .	Atélostomes.	*Spatangus*.
	Gnathostomes.	*Clypeaster*.
Réguliers . . .	»	*Cidaris*.
Paléchinidés. . .	»	*Archæocidaris*.
»	»	Étoile de mer, Ophiure.
Eucrinoïdes . . .	»	*Encrinus*, *Pentacrinus*, Comatule.
Cystidés.	»	*Echinosphærites*.
Blastoïdes. . . .	»	*Pentremites*.
	CÆLENTÉRÉS.	
Discophores . . .	»	Méduses.
Hydroïdes. . . .	Hydrocorallines.	Stromatopores.
	Graptolithes.	*Monograptus*, *Didymograptus*.
Zoanthaires (Polypiers).	Hexacoralliaires.	*Favosites*, *Astræa*.
	Tétracoralliaires.	*Zaphrentis*.
Alcyonnaires. . .	»	Gorgone, *Isis*.
Éponges calcaires .	»	»
Éponges siliceuses.		
Éponges cornées. .		

PROTOZOAIRES.

CLASSES	ORDRES	SOUS-ORDRES	PRINCIPAUX TYP
RADIO-LAIRES.	»	»	Monosphérido
FORAMI-NIFÈRES.	Perforés.	»	*Globigerina*, *Nummulites*.
	Imperforés. . . .	»	*Alveolina*, *Milic*

TABLE DES MATIERES

PREMIÈRE PARTIE

LE DÉVELOPPEMENT HISTORIQUE DES IDÉES

LIVRE PREMIER

Les premiers temps de la paléontologie.

LIVRE II

L'hypothèse transformiste.

LIVRE III

DEUXIÈME PARTIE

LES LOIS PALÉONTOLOGIQUES

TABLE DES MATIÈRES

Livre premier. — La Terre.

Livre II. — La Lune.

Livre III. — Le Soleil.

Livre IV. — Les Mondes planétaires.

Livre V. — Les Comètes.

Livre VI. — Les Étoiles et l'Univers sidéral.

PLANCHES TIRÉES A PART

ŒUVRES DE CAMILLE FLAMMARI(

OUVRAGES PHILOSOPHIQUES

La Pluralité des Mondes habités. 1 vol. in-12. 38e édition. . . . . . .
Les Mondes imaginaires et les Mondes réels. 1 vol. in-12. 23e édition.
La Fin du Monde. 1 vol. in-12. 16e mille. . . . .
Récits de l'Infini. Lumen. Histoire d'une Comète, etc. 1 vol. in-12. 14e édition
Lumen. Edition de luxe, illustrée par Lucien Rudaux, 1 beau vol. in-8e.
Lumen. Edition populaire. 1 vol. in-18. 57e mille. . . . .
Dieu dans la nature. 1 vol, in-12. 28e édition. . . . .
Les derniers jours d'un philosophe, de sir H. Davy. 1 vol. in-12. . .
Uranie, roman sidéral. 1 vol. in-12. 34e mille . . . .
Stella, roman sidéral. 1 vol. in-12. 10e mille . . . .
L'Inconnu et les problèmes psychiques. 18e mille. 1 vol. in-12 . . . .

ASTRONOMIE PRATIQUE

La planète Mars et ses conditions d'habitabilité. Etude synthétique accompagnée de 580 dessins télescopiques et 23 cartes aérographiques . . .
La planète Vénus. Discussion générale des observations (94 dessins). 1 brochure in-8e. . . . .
Les Etoiles doubles. Catalogue des étoiles multiples en mouvement. 1 vol. in-8e . . . .
Les Eclipses du vingtième siècle visibles à Paris, 33 figures et cartes .
Le Pendule du Panthéon. 1 br. in-8e. . . . .
Etudes sur l'Astronomie. Recherches sur diverses questions. 9 vol. . .
Grand Atlas céleste, contenant plus de cent mille étoiles. In-folio. . . .
Grande Carte céleste, contenant toutes les étoiles visibles à l'œil nu . .
Planisphère mobile, donnant la position des étoiles pour chaque jour. .
Carte générale de la Lune . . . .
Globes de la Lune et de la planète Mars. . . . .

ENSEIGNEMENT DE L'ASTRONOMIE

Astronomie populaire. Exposition des grandes découvertes de l'astronomie. 1 vol. grand in-8e, illustré. 120e mille. . . . .
Les Étoiles et les Curiosités du Ciel. Supplément de l'*Astronomie populaire*. 1 vol. grand in-8e, illustré. 55e mille . . . .
Astronomie des Dames, 1 vol. in-12, illustré de 86 figures . . . .
Les Merveilles célestes. 1 vol. in-8e, illustré. 50e mille . . . .
Petite Astronomie descriptive. 1 vol. in-12, illustré. . . . .
Qu'est-ce que le Ciel? Précis d'astronomie. 1 vol. in-18, illustré . . . .
Copernic et la découverte du Système du monde. 1 vol. in-18. . . . .
Annuaires astronomiques pour chaque année . . . .

SCIENCES GÉNÉRALES

Le Monde avant la création de l'Homme. 1 vol. gr. in-8e, ill. 56e mille .
L'Atmosphère. Météorologie populaire. 1 vol. grand in-8o, ill. 32e mille .
Mes voyages aériens. 1 vol. in-12. 7e édition. . . . .
Contemplations scientifiques. 2 vol. in-12. . . . .
Les Eruptions volcaniques et les Tremblements de terre. In-12, illustré.
L'Eruption du Krakatoa. 1 vol. in-18 . . . .
Les Curiosités de la Science. 1 vol. in-18. . . . .
Les Phénomènes de la Foudre. 1 vol. in-8, illustré . . . .
Les Caprices de la Foudre. 1 vol. in-18. . . . .

VARIÉTÉS LITTÉRAIRES

Dans le Ciel et sur la Terre. Tableaux et Harmonies. 1 vol. in-12. . .
Rêves Etoilés. 1 vol. in-18. 33e mille . . . . 0 f
Clairs de Lune. 1 vol. in-18 . . . . 0 f
Excursions dans le Ciel. 1 vol in-18. 0

Paris. — Imp. Hemmerlé e, Cie.





